

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ

Глава 1 МОЗГ

1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ
2. НЕЙРОН. ЕГО СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ
 - 2.1 Размер и форма
 - 2.2 Цвет нейронов
 - 2.3. Синапсы
 - 2.4. Электрическая возбудимость
 - 2.5. Пейсмейкер

Глава 2 МЕТОДЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. РЕГИСТРАЦИЯ ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ НЕРВНЫХ КЛЕТОК
2. ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ
3. МАГНИТОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ
4. ПОЗИТРОННО-ЭМИССИОННАЯ ТОМОГРАФИЯ МОЗГА
5. ОКУЛОГРАФИЯ
6. ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЯ
7. ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КОЖИ

Глава 3 ПЕРЕДАЧА И ПЕРЕРАБОТКА СЕНСОРНЫХ СИГНАЛОВ

1. ОБНАРУЖЕНИЕ И РАЗЛИЧЕНИЕ СИГНАЛОВ

Сенсорная рецепция

КЛАССИФИКАЦИЯ РЕЦЕПТОРОВ

ОБЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ РЕЦЕПТОРОВ

- 1.2. Сенсорные пороги
- АБСОЛЮТНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ
- ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ
2. ПЕРЕДАЧА И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СИГНАЛОВ
 3. КОДИРОВАНИЕ ИНФОРМАЦИИ
 4. ДЕТЕКТИРОВАНИЕ СИГНАЛОВ
 5. ОПОЗНАНИЕ ОБРАЗОВ
 6. АДАПТАЦИЯ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ
 7. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ
 8. МЕХАНИЗМЫ ПЕРЕРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ В СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЕ

Глава 4 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ ПРОЦЕССОВ

1. ОБЩИЕ СВОЙСТВА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

- 1.1. Методы исследования сенсорных систем

Общие принципы организации сенсорных систем

2. ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

- 2.1. Строение и функции оптического аппарата глаза
- 2.2. Аккомодация
- 2.3. Аномалии рефракции глаза
- 2.4. Зрачок и зрачковый рефлекс
- 2.5. Структура и функции сетчатки
- 2.6. Структура и функции слоев сетчатки
- 2.7. Нейроны сетчатки
- 2.8. Нервные пути и связи в зрительной системе
- 2.9. Электрическая активность центров зрительной системы
- 2.10. Световая чувствительность
- 2.11. Зрительная адаптация

- 2.12. Дифференциальная чувствительность зрения
- 2.13. Яркостной контраст
- 2.14. Слепая яркость света
- 2.15. Инерция зрения, слияние мельканий, последовательные образы
- 2.16. Цветовое зрение
- 2.17. Восприятие пространства
- 3. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА
- 3.1. Структура и функции наружного и среднего уха
- 3.2. Структура и функции внутреннего уха
- 3.3. Анализ частоты звука (высоты тона)
- 3.4. Слуховые ощущения
- 4. ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА
- 4.1. Строение и функции рецепторного вестибулярного аппарата
- 4.2. Электрические явления в вестибулярной системе
- 4.4. Основные афферентные пути и проекции вестибулярных сигналов
- 4.5. Функции вестибулярной системы
- 5. СОМАТОСЕНСОРНАЯ СИСТЕМА
- 5.1. Кожная рецепция
- 5.2. Свойства тактильного восприятия
- 5.3. Температурная рецепция
- 5.4. Болевая рецепция
- 5.5. Мышечная и суставная рецепция (проприорецепция)
- 5.6. Передача и переработка соматосенсорной информации
- 6. ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА
- 7. ВКУСОВАЯ СИСТЕМА
- 7.2. Вкусовые ощущения и восприятие
- 8. ВИСЦЕРАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА
- 8.1. Интерорецепторы
- 8.2. Проводящие пути и центры висцеральной сенсорной системы
- 8.3. Висцеральные ощущения и восприятие
- 9. ОСНОВНЫЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ ЧЕЛОВЕКА
- Глава 5 УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЯМИ
- 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О НЕРВНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЕ
- 2. ПРОПРИОЦЕПЦИЯ
- 3. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ АППАРАТЫ УПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯМИ
- 4. ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ПРОГРАММЫ
- 5. КООРДИНАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ
- 6. ТИПЫ ДВИЖЕНИЙ
- 7. ВЫРАБОТКА ДВИГАТЕЛЬНЫХ НАВЫКОВ
- 8. СХЕМА ТЕЛА И СИСТЕМА ВНУТРЕННЕГО ПРЕДСТАВЛЕНИЯ
- Глава 6 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПАМЯТИ
- 1. ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАМЯТИ
- 1.1. Градиент ретроградной амнезии
- 1.2. Стадии фиксации памяти
- 1.3. Кратковременная и долговременная память
- 2. СОСТОЯНИЯ ЭНГРАММЫ
- 2.1. Спонтанное восстановление памяти
- 2.2. Восстановление энграммы действием второго электрошока
- 2.3. Восстановление памяти методом напоминания
- 2.4. Восстановление памяти методом ознакомления
- 2.5. Ретроградная амнезия для реактивированных следов памяти

- 2.6. Основное положение теории активной памяти
3. ГИПОТЕЗА О РАСПРЕДЕЛЕННОСТИ ЭНГРАММЫ
 - 3.1. Распределенность энграммы в опытах с локальными раздражениями мозга
 - 3.2. Распределенность энграммы по множеству элементов мозга
4. ПРОЦЕДУРНАЯ И ДЕКЛАРАТИВНАЯ ПАМЯТЬ
5. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ
6. ДИСКРЕТНОСТЬ МНЕМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ
7. КОНСТАНТА ЛИВАНОВА
8. ОБЪЕМ И БЫСТРОДЕЙСТВИЕ ПАМЯТИ
9. ДИАПАЗОН ОЩУЩЕНИЙ
10. НЕЙРОННЫЕ КОДЫ ПАМЯТИ
- Глава 7 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЭМОЦИЙ
 1. ЭМОЦИЯ КАК ОТРАЖЕНИЕ АКТУАЛЬНОЙ ПОТРЕБНОСТИ И ВЕРОЯТНОСТИ ЕЕ УДОВЛЕТВОРЕНИЯ
 2. СТРУКТУРЫ МОЗГА, РЕАЛИЗУЮЩИЕ ПОДКРЕПЛЯЮЩУЮ, ПЕРЕКЛЮЧАЮЩУЮ, КОМПЕНСАТОРНО-ЗАМЕЩАЮЩУЮ И КОММУНИКАТИВНУЮ ФУНКЦИИ ЭМОЦИЙ
 3. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СТРУКТУР МОЗГА, РЕАЛИЗУЮЩИХ ФУНКЦИИ ЭМОЦИЙ КАК ОСНОВУ ТЕМПЕРАМЕНТОВ
 4. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИЙ НА ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И ОБЪЕКТИВНЫЕ МЕТОДЫ КОНТРОЛЯ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ЧЕЛОВЕКА
- Глава 8 ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ
 1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ
 2. РОЛЬ И МЕСТО ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ В ПОВЕДЕНИИ
 3. МОДЕЛИРУЮЩАЯ СИСТЕМА МОЗГА
 - 3.1. Стволово-таламо-кортикальная система
 - 3.2. Базальная холинергическая система переднего мозга
 - 3.3. Каудо-таламо-кортикальная система
 - 3.4. Модулирующие нейроны
- Глава 9 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ВНИМАНИЯ
 1. ЧТО ТАКОЕ ВНИМАНИЕ
 2. ТЕОРИИ ФИЛЬТРА
 3. ПРОБЛЕМА ВНИМАНИЯ В ТРАДИЦИОННОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ
 4. ПРОБЛЕМА ВНИМАНИЯ В СИСТЕМНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ
- Глава 10 ОРИЕНТИРОВОЧНЫЙ РЕФЛЕКС И ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
 1. ОРИЕНТИРОВОЧНЫЙ РЕФЛЕКС
 2. ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
- Глава 11 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СОЗНАНИЯ
 1. ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ СОЗНАНИЯ
 2. «СВЕТЛОЕ ПЯТНО»
 3. ПОВТОРНЫЙ ВХОД ВОЗБУЖДЕНИЯ И ИНФОРМАЦИОННЫЙ СИНТЕЗ
 - 3.1. Мозговая основа ощущений
 - 3.2. Механизмы мышления
 4. СОЗНАНИЕ, ОБЩЕНИЕ И РЕЧЬ
 5. ФУНКЦИИ СОЗНАНИЯ
 6. ТРИ КОНЦЕПЦИИ – ОДНО СОЗНАНИЕ
- Глава 12 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО
 1. ПОНЯТИЕ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ
 2. ИНДИКАТОРЫ ОСОЗНАВАЕМОГО И НЕОСОЗНАВАЕМОГО ВОСПРИЯТИЯ
 3. СЕМАНЧЕСКОЕ ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЕ НЕОСОЗНАВАЕМЫХ СТИМУЛОВ
 4. ВРЕМЕННЫЕ СВЯЗИ (АССОЦИАЦИИ) НА НЕОСОЗНАВАЕМОМ УРОВНЕ

5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АССИМЕТРИЯ ПОЛУШАРИЙ И БЕССОЗНАТЕЛЬНОЕ

6. ОБРАТНЫЕ ВРЕМЕННЫЕ СВЯЗИ И БЕССОЗНАТЕЛЬНОЕ

6.1. Роль обратных временных связей в нервном механизме «психологической защиты»

6.2. Значение неосознаваемых стимулов обратной связи в когнитивной деятельности

7. РОЛЬ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО ПРИ НЕКОТОРЫХ ФОРМАХ ПАТОЛОГИИ

Глава 13 СОН И СНОВИДЕНИЯ

1. АКТИВНОЕ НАСТУПЛЕНИЕ СНА ИЛИ ЛИШЕНИЕ БОДРОСТВА?

2. ЕДИНЫЙ ПРОЦЕСС ИЛИ РАЗЛИЧНЫЕ СОСТОЯНИЯ?

3. СТАДИИ МЕДЛЕННОГО СНА И БЫСТРЫЙ СОН

4. СОН В ОТНО- И ФИЛОГЕНЕЗЕ

5. ПОТРЕБНОСТЬ В СНЕ

6. ДЕПРИВАЦИЯ СНА

7. СНОВИДЕНИЯ

8. ПОЧЕМУ МЫ СПИМ? (ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СНА)

Глава 14 СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

1. АКТИВНОСТЬ И РЕАКТИВНОСТЬ

1.1. Две парадигмы в исследовании поведения и деятельности

1.2. Реактивность

1.3. Активность

1.4. Эклектика в психологии и психофизиологии

2. ТЕОРИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

2.1. Что такое система?

2.2. Результат – системообразующий фактор

2.3. Временной парадокс

2.4. Целенаправленность поведения

2.5. Опережающее отражение

2.6. Теория П.К. Анохина как целостная система представлений

2.7. Системные процессы

2.8. Поведение как континуум результатов

3. СИСТЕМНАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНА

3.1. Парадигма реактивности: нейрон, как и индивид, отвечает на стимул

3.2. Парадигма активности: нейрон, как и индивид, достигает «результат», получая необходимые метаболиты из своей «микросреды»

3.3. «Потребности» нейрона и объединение нейронов в систему как способ их обеспечения

3.4. Значение системного понимания детерминации активности нейрона для психологии

4. СУБЪЕКТИВНОСТЬ ОТРАЖЕНИЯ

4.1. Активность как субъективное отражение

4.2. Физические характеристики среды и целенаправленное поведение

4.3. «Дробление» среды индивидом определяется историей их соотношения

4.4. Зависимость активности центральных и периферических нейронов от цели поведения

4.5. Значение эфферентных влияний

5. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА И ЗАДАЧИ СИСТЕМНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

5.1. Коррелятивная психофизиология

5.2. Варианты традиционного решения психофизиологической проблемы

5.3. Системное решение психофизиологической проблемы

5.4. Задачи системной психофизиологии и ее значение для психологии

5.5. Взаимосодействие коррелятивной и системной психофизиологии

6. СИСТЕМОГЕНЕЗ

6.1. Органогенез и системогенез

6.2. Научение как реактивация процессов развития

6.3. Научение – селекция или инструкция?

6.4. Системная специализация и системоспецифичность нейронов

7. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СУБЪЕКТИВНОГО МИРА ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

7.1. Историческая детерминация уровневой организации систем

7.2. Поведение как одновременная реализация систем разного «возраста»

7.3. Структура субъективного мира и субъект поведения

7.4. Динамика субъективного мира как смена состояний субъекта поведения

7.5. Модифицируемость системной организации поведенческого акта в последовательных реализациях

7.6. Человек и животное: системная перспектива

7.7. Направления исследований в системной психофизиологии

8. ПРОЕКЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА НА СТРУКТУРЫ МОЗГА В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

8.1. Зависимость проекции индивидуального опыта от особенностей индивидуального развития

8.2. Паттерны системной специализации нейронов разных структур мозга

8.3. Изменение проекции индивидуального опыта от животного к человеку

8.4. Изменение проекции индивидуального опыта в условиях патологии

8.5. Психофизиологическое основание закона Рибо

8.6. Значение материала патологии для изучения системной организации поведения

9. ТРЕБОВАНИЯ К МЕТОДОЛОГИИ СИСТЕМНОГО АНАЛИЗА В ПСИХОЛОГИИ И СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Глава 15 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ НАУЧЕНИЯ

1. ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ НАУЧЕНИЯ

2. ПОДХОД К НАУЧЕНИЮ КАК ПРОЦЕССУ

3. ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ НАУЧЕНИЯ

4. СПЕЦИФИКА ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО РАССМОТРЕНИЯ НАУЧЕНИЯ

5. СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ НАУЧЕНИЯ. ПРОБЛЕМА ЭЛЕМЕНТОВ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА

6. ФИКСАЦИЯ ЭТАПОВ ОБУЧЕНИЯ В ВИДЕ ЭЛЕМЕНТОВ ОПЫТА

7. ВЛИЯНИЕ ИСТОРИИ НАУЧЕНИЯ НА СТРУКТУРУ ОПЫТА И ОРГАНИЗАЦИЮ МОЗГОВОЙ АКТИВНОСТИ

Глава 16 СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА (ССП) В ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ ИССЛЕДОВАНИИ

1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ, ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ МЕТОДА ССП

1.1. СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА

Краткая история метода ССП

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕГИСТРАЦИИ И ОБРАБОТКИ ССП

2.1. Общая характеристика сигнала

2.2. Стандартные способы получения воспроизводимой конфигурации ССП

2.3. Считывание сигнала

2.4. Усреднение

2.5. Фильтрация

АЛГЕБРАИЧЕСКИЕ ФИЛЬТРЫ

ГАРМОНИЧЕСКАЯ ФИЛЬТРАЦИЯ

2.6. Описание ССП

2.7. Особенности метода ССП

3. ФЕНОМЕНОЛОГИЯ И ТИПОЛОГИЯ ССП

3.1. Зрительные вызванные потенциалы

3.2. Слуховые вызванные потенциалы.

3.3. Соматосенсорные вызванные потенциалы

3.4. Потенциалы, связанные с выполнением движений

- 3.5. Условная негативная волна
- 3.6. Колебание Р300
- 3.7. Принципы упорядочения феноменологии ССП
- 4. ПРОБЛЕМА ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ ССП
- 4.1. Психологические корреляты
- 4.2. Мозговые источники
- 5. ССП КАК ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА
- 5.1. Потенциал универсальной конфигурации
- 5.2. Основания классификации ССП
- 6. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ССП
- Глава 17 ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ
- 1. КОНЦЕПЦИЯ СВОЙСТВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ
- 2. ОБЩИЕ СВОЙСТВА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ЦЕЛОСТНЫЕ ФОРМАЛЬНО-ДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ
- 3. ИНТЕГРАЛЬНАЯ ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ И ЕЕ СТРУКТУРА
- 4. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ Е ЖИВОТНЫХ
- 5. ИНТЕГРАЦИЯ ЗНАНИЙ ОБ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ
- 6. КРОСС-КУЛЬТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ
- Глава 18 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
- 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВАНИЯ ПРИМЕНЕНИЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ В ПСИХОЛОГИИ ТРУДА
- 2. МЕТОДИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО АСПЕКТА ПРИКЛАДНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
- 3. ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОТБОРА И ПРОФПРИГОДНОСТИ
- 4. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ РАБОТОСПОСОБНОСТИ
- 5. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ДЕТЕРМИНАТЫ АДАПТАЦИИ ЧЕЛОВЕКА К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
- 6. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ (ПФС)
- 7. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ (БОС)
- 8. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
- Глава 19 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ
- 1. ПОЯВЛЕНИЕ ПСИХИЧЕСКОГО
- 2. ЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ
- 3. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОЗГА
- 4. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МЕТОД В СИСТЕМНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ
- СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

В учебнике «Основы психофизиологии» раскрыты все темы, составляющие в соответствии с Государственным образовательным стандартом высшего профессионального образования содержание курса по психофизиологии, и дополнительно те вопросы, которые представляют собой «точки роста» и привлекают значительное внимание исследователей. В учебнике описаны основные методологические подходы и методы, разработанные как в отечественной, так и в зарубежной психофизиологии, последние достижения этой науки.

Настоящий учебник, который отражает современное состояние психофизиологии во всей ее полноте, предназначен студентам, аспирантам, научным сотрудникам, а также всем тем, кто интересуется методологией науки, психологией, психофизиологией, нейронауками, методами и результатами объективного изучения психики.

ПРЕДИСЛОВИЕ

По-видимому, все, кто откроет эту книгу, согласятся со следующим высказыванием И.П. Павлова: «В сущности, интересует нас в жизни только одно: наше психическое содержание» [1949, с. 351]. В то же время поддержка выдвинутого еще Аристотелем положения: «Исследование души есть дело естествоиспытателя» [Аристотель, 1937, с. 7], не будет столь же безоговорочной.

Самое общее уточнение могло бы состоять в том, что познание «психического содержания» – дело не только науки, но и других видов человеческой деятельности, таких, например, как искусство или религия. Если же рассмотреть лишь один вид деятельности – науку, то и здесь оказывается, что «психическое содержание» исследуется представителями как естественных, например физиологии, так и общественных наук, к которым принято относить психологию, сочетающую естественнонаучные методы с «герменевтическими» (моделирование в психике исследователя психики испытуемого, зависящее от индивидуально-психологических особенностей исследователя [Дружинин, 1993]).

Контакты между названными науками, которые возникают при решении проблем, представляющих взаимный интерес, часто «искрят» [Швырков, 1995], что вызывает у многих физиологов и психологов желание изолировать свою дисциплину, оградить ее от посторонних посягательств. Однако выдающимся психологам уже давно было очевидно, что предпринимаемые как психологами, так иногда и физиологами попытки эмансипировать психологию от физиологии совершенно неправомерны, поскольку предмет психологии – нейропсихический процесс [Бехтерев, 1991], целостная психофизиологическая реальность [Выготский, 1982], которая лежит в основе всех без исключения психических процессов, включая и самые высшие [Рубинштейн, 1973]. Со стороны психофизиологии также были приведены веские аргументы в пользу того, что самостоятельная, отделенная от психологии физиология не может выдвинуть обоснованной концепции целостной деятельности мозга [Швырков, 1995].

«Изоляция какой-либо дисциплины есть верный показатель ее ненаучности», – справедливо заключает М. Бунге, отвечая на вопрос: «Является ли психология автономной дисциплиной?» Психология же тесно взаимодействует и даже перекрывается с биологией, в частности, с физиологией [Bunge, 1990], причем область их взаимодействия постоянно увеличивается. Логика развития методологии и методов науки, а также «социальные заказы», заставляющие преодолевать междисциплинарные барьеры [Абульханова и др., 1996], определяют возможность и необходимость все большего привлечения методов физиологии для разработки проблем профессионального и психического здоровья, сознания и бессознательного, изучения структуры сложной деятельности человека – совместной, речевой, операторской и мн. др.

Связь и взаимозависимость психологии и физиологии настолько сильны, что позволяют рассматривать их развитие как коэволюцию. Вкратце охарактеризуем этот процесс. Современная психология в значительной степени представлена интуитивной бытовой, или «обыденной психологией» (folk psychology), под которой понимается основанное на здравом смысле, не требующее точных определений понимание психических процессов и состояний [Churchland, 1986]. Дело в том, что такие понятия обыденной психологии, как память, внимание, воля, ум, влечение, чувство и другие не только употребляются в быту для объяснения и предсказания поведения людей, но и влияют на формирование собственно научного знания [Sternberg, 1985; Semin, 1987]. Они используются в

психологических исследованиях, как при обосновании проблем исследования, так и при трактовке его результатов. Закономерности и феномены, выявляемые в подобных исследованиях, становятся базой не только для следующих психологических исследований, но и для формулировки задач экспериментов, в которых применяются методы физиологии.

Решение этих задач способствует пересмотру и фрагментации исходных концепций и понятий (сколько, например, разнообразнейших процессов, «систем» и прочего объединяется сейчас термином «память»!), формулировке новых вопросов и т.д. В конце концов в ряде случаев может даже оказаться, что выяснять надо что-то совсем другое. Скажем, современная физиология не исследует, как образуются и движутся «животные духи».

Наряду с обыденной психологией существует и обыденная физиология, которая взаимодействует и с обыденной психологией, и с собственно наукой. Однако здесь мы можем пренебречь самостоятельным значением обыденной физиологии и ограничиться рассмотрением лишь обыденной психологии, полагая, что последняя инкорпорирует ту часть обыденного физиологического знания, которая имеет отношение к интересующему нас проблемному полю.

Следует подчеркнуть, что в процессе коэволюции не происходит «истребления» психологии [Ярошевский, 1996], ее исчезновения, замены физиологией, так как психологическое исследование формирует специфический компонент описания поведения и деятельности, необходимый как для самой психологии, так и для сопредельных дисциплин. Происходит же постепенное замещение бытовых понятий в психологии и физиологии научными. В связи с этим предполагается, что по ходу коэволюции психология и физиология будут все меньше зависеть от обыденной психологии и на определенном этапе замещение завершится [Churchland, 1986]. По-видимому, это предположение полностью справедливо лишь в том случае, если говорить не об обыденной психологии вообще, а о ныне существующей обыденной психологии. В процессе развития на место замещенных придут новые понятия обыденной науки. На чем основано это утверждение?

Еще до возникновения науки, в доисторическую эпоху, представления о психике, или душе, складывались у людей как обобщенные характеристики внешнего поведения, как гипотезы о его детерминантах и механизмах. В связи с этим даже в наиболее примитивных языках имеются обозначения психических свойств и состояний (см. в [Швырков, 1995]). С появлением науки она становится, наряду с религией, искусством, обыденным опытом и т.д., одним из источников концепций, идей и терминов, включающихся в обыденное сознание и формирующих обыденную науку. Люди начинают рассматривать их как само собой разумеющиеся и составляющие «реальность» [Московичи, 1995].

Можно полагать в связи с этим, что обыденная наука продолжит свое существование на всем протяжении процесса коэволюции, осуществляя «обмен» с собственно наукой. Первая будет поставщиком концепций и проблем (конечно, не исключительным – много проблем в собственно науке имеет внутринаучное происхождение) мировоззренческого или практического характера, вторая будет решать эти проблемы и возвращать переработанные концепции, внедрять новые или устранять дискредитированные. При этом количество ассимилированных и преобразованных понятий собственно науки в науку обыденной будет постоянно и быстро увеличиваться, если авторитет науки

сохранится и общество не последует антисциентистским рекомендациям, таким, как дополнить отделение государства от церкви отделением его и от науки [Фейрабенд, 1986].

Каково же место психофизиологии, науки, обязанной своим происхождением и даже названием сосуществованию психологии и физиологии и призванной установить между ними связь, в описанной ранее коэволюции? Каков ее специфический вклад? Можно ли свести роль психофизиологии к использованию методов физиологии для изучения психических процессов и состояний? Ответы, которые дают на эти вопросы разные авторы, в том числе и авторы настоящего учебника, значительно различаются.

Известно, что даже физическую систему нельзя описать каким-либо одним теоретическим языком, множественность точек зрения на нее неустранима [Пригожий, Стенгерс, 1986]. Тем более не должно вызывать удивления существование различающихся позиций, разных теоретических языков и школ в психофизиологии, которая, по-видимому, имеет дело с наиболее сложным комплексом проблем, стоящих перед человеком.

Упомянутые различия находят свое выражение не только в многообразии ответов на один и тот же вопрос, но и в том, что отдельные вопросы психофизиологии, рассматриваемые одними исследователями как центральные, с других теоретических позиций могут расцениваться как малозначимые или даже неверно поставленные. Поэтому мы полагали, что в учебнике по психофизиологии, написанном одним автором, даже сам набор освещаемых проблем окажется в сильнейшей мере зависимым от взглядов автора. Кроме того, мы учитывали, что психофизиология находится на стыке разных наук: философии, психологии, нейронаук, физиологии, в том числе физиологии высшей нервной деятельности, генетики, биохимии и т.д. Во многом ситуация здесь сходна с имевшей место при подготовке руководства по экспериментальной психологии [1960], в предисловии к которому С.С.Стивенс отмечал, что никто из представителей этой науки не обладает достаточной эрудицией, чтобы справиться с подобной задачей в одиночку.

В связи с уже сказанным мы, считая, что высокое качество всех разделов учебника, а также достаточно полный охват обширного проблемного поля психофизиологии может обеспечить только совместная деятельность коллектива ученых, обладающих взаимно дополняющей квалификацией и представляющих позиции разных научных школ, выбрали коллективный путь его подготовки.

Список глав настоящего учебника включает все пункты Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования (М., 1995), а также дополнительно и те вопросы, которые представляют собой «точки роста», привлекают значительное внимание исследователей и игнорирование которых не позволило бы считать учебник отражающим современное состояние психофизиологии.

В результате содержание учебника соответствует не только Государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования, но и Программе по психофизиологии, подготовленной Советом по психологии Объединения государственных университетов Российской Федерации (М., 1996).

Глава 1 подготовлена канд. мед. наук Б.Н. Безденежных (параграф 1) и докт. психол. наук Т.Н. Греченко (параграф 2), главы 2 и 9 – канд. мед. наук Б.Н. Безденежных, главы 3 и 4 – докт. биол. наук, проф. И.А. Шевелевым, глава 5 – докт. мед. наук, акад. В. С. Гурфинкелем и канд. биол. наук Ю.С. Левиком, глава 6 – докт. психол. наук Т.Н. Греченко (параграфы 1–5) и докт. биол. наук, проф. А.Н. Лебедевым (параграфы 6 – 8), глава 7 – докт. мед. наук, акад. П.В. Симоновым, главы 8 и 10 – докт. психол. наук, проф.

Н.Н. Даниловой, глава 11 – докт. мед. наук, проф. А.М. Иваницким, глава 12 – докт. мед. наук, проф. Э.А. Костановым, глава 13 – канд. мед. наук Д.Г. Шевченко (параграф 8 – совместно с докт. психол. наук Ю.И. Александровым), глава 14 – докт. психол. наук Ю.И. Александровым, глава 15 – канд. психол. наук А.Г. Горкиным, глава 16 – канд. психол. наук И.О. Александровым и канд. психол. наук Н.Е. Максимовой, глава 17 – канд. психол. наук М.В. Бодуновым, глава 18 – канд. психол. наук Л.Г. Дикой, глава 19 – канд. психол. наук В.В. Гавриловым.

Настоящий учебник, который отражает современное состояние психофизиологии во всей ее полноте, предназначен студентам, аспирантам, научным сотрудникам, а также всем тем, кто интересуется методологией науки, психологией, психофизиологией, нейронауками, методами и результатами объективного изучения психики.

Доктор психол. наук

Ю.И. Александров

Глава 1 МОЗГ

1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Традиционно со времен французского физиолога Биша (начало XIX в.) нервную систему разделяют на соматическую и вегетативную, в каждую из которых входят структуры головного и спинного мозга, называемые центральной нервной системой (ЦНС), а также лежащие вне спинного и головного мозга и поэтому относящиеся к периферической нервной системе нервные клетки и нервные волокна, иннервирующие органы и ткани организма.

Соматическая нервная система представлена эфферентными (двигательными) нервными волокнами, иннервирующими скелетную мускулатуру, и афферентными (чувствительными) нервными волокнами, идущими в ЦНС от рецепторов. Вегетативная нервная система включает в себя эфферентные нервные волокна, идущие к внутренним органам и рецепторам, и афферентные волокна от рецепторов внутренних органов. По морфологическим и функциональным особенностям вегетативная нервная система разделяется на симпатическую и парасимпатическую.

По своему развитию, а также структурной и функциональной организации нервная система человека имеет сходство с нервной системой разных видов животных, что существенно расширяет возможности ее исследования не только морфологами и нейрофизиологами, но и психофизиологами.

У всех видов позвоночных нервная система развивается из пласта клеток на наружной поверхности эмбриона – эктодермы. Часть эктодермы, называемая нервной пластинкой, сворачивается в полую трубку, из которой формируются головной и спинной мозг. В основе этого формирования лежит интенсивное деление эктодермальных клеток и формирование нервных клеток. Каждую минуту формируется примерно 250 000 клеток [Коуэн, 1982].

Молодые несформированные нервные клетки постепенно мигрируют из областей, где они возникли, к местам своей постоянной локализации и объединяются в группы. В результате стенка трубки утолщается, сама трубка начинает трансформироваться, и на ней

появляются идентифицируемые участки мозга, а именно: в ее передней части, которая будет в дальнейшем заключена в череп, образуются три первичных мозговых пузыря – это rhombencephalon, или задний мозг; mesencephalon, или средний мозг, и prosencephalon, или передний мозг (рис. 1.1 А, Б). Из задней части трубки формируется спинной мозг. Мигрировав на место постоянной локализации, нейроны начинают дифференцироваться, у них появляются отростки (аксоны и дендриты) и их тела приобретают определенную форму (см. параграф 2).

Одновременно происходит дальнейшая дифференциация мозга. Задний мозг дифференцируется на продолговатый мозг, мост и мозжечок; в среднем мозге нервные клетки группируются в виде двух пар крупных ядер, называемых верхними и нижними бугорками четверохолмия. Центральное скопление нервных клеток (серое вещество) на этом уровне носит название покрывшек среднего мозга.

В переднем мозге происходят наиболее существенные изменения. Из него дифференцируются правая и левая камеры. Из выпячиваний этих камер в дальнейшем формируются сетчатки глаз. Остальная, большая часть, правой и левой камер превращается в полушария; эта часть мозга называется конечным мозгом (telencephalon), и наиболее интенсивное развитие она получает у человека.

Образовавшийся после дифференциации полушарий центральный отдел переднего мозга получил название промежуточного мозга (diencephalon); он включает в себя таламус и гипоталамус с железистым придатком, или гипофизарным комплексом. Части мозга, расположенные ниже конечного мозга, т.е. от промежуточного до продолговатого мозга включительно, называют стволом мозга.

Под влиянием сопротивления черепа интенсивно увеличивающиеся стенки конечного мозга отодвигаются назад и прижимаются к стволу мозга (рис. 1.1 В). Наружный слой стенок конечного мозга становится корой больших полушарий, а их складки между корой и верхней частью ствола, т.е. таламусом, образуют базальные ядра – полосатое тело и бледный шар. Кора больших полушарий мозга – это наиболее позднее в эволюции образование. По некоторым данным у человека и у других приматов не менее 70% всех нервных клеток ЦНС локализовано в коре больших полушарий [Науга, Фейртаг, 1982]; ее площадь увеличена за счет многочисленных извилин. В нижней части полушарий кора подворачивается вовнутрь и образует сложные складки, которые на поперечном срезе напоминают морского конька – гиппокамп.

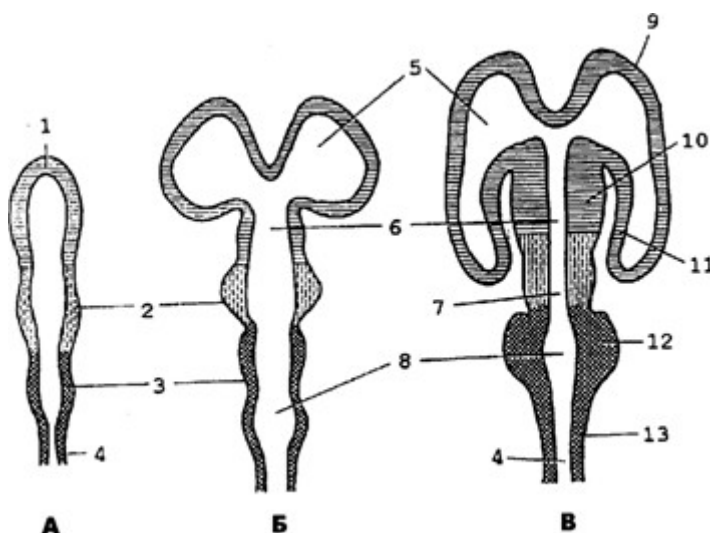


Рис.1.1. Развитие мозга млекопитающих [Милнер, 1973]

А. Расширение переднего конца нервной трубки и образование трех отделов головного мозга

Б Дальнейшее расширение и разрастание переднего мозга

В . Разделение переднего мозга на промежуточный мозг (таломус и гипоталамус), базальные ядра и кору больших полушарий. Показано относительное расположение этих структур:

1 – передний мозг (prosencephalon); 2 – средний мозг (mesencephalon); 3 – задний мозг (rhombencephalon); 4 – спинной мозг (medulla spinalis); 5– боковой желудочек (ventriculus lateralis); 6 – третий желудочек (ventriculus tertius); 7 – сильвиев водопровод (aqueductus cerebri); 8 – четвертый желудочек (ventriculus quartus); 9 – полушария мозга (hemispherium cerebri); 10 – таламус (thalamus) и гипоталамус (hypothalamus); 11– базальные ядра (nuclei basalis); 12 – мост (pons) (вентрально) и мозжечок (cerebellum)(дорсально); 13 – продолговатый мозг (medulla oblongata).

В толще стенок дифференцирующихся структур мозга в результате агрегации нервных клеток формируются глубинные мозговые образования в виде ядер, формаций и субстанций, причем в большинстве областей мозга клетки не только агрегируют друг с другом, но и приобретают некоторую предпочтительную ориентацию. Например, в коре головного мозга большинство крупных пирамидных нейронов выстраиваются в ряд таким образом, что их верхние полюса с дендритами направлены к поверхности коры, а нижние полюса с аксонами – в направлении белого вещества. С помощью отростков нейроны формируют связи с другими нейронами; при этом аксоны многих нейронов, прорастая в отдаленные участки, образуют специфические анатомически и гистологически выявляемые проводящие пути. Следует отметить, что процесс формирования структур мозга и проводящих путей между ними происходит не только за счет дифференциации нервных клеток и прорастания их отростков, но и за счет обратного процесса, заключающегося в гибели некоторых клеток и ликвидации ранее сформированных связей.

В результате описанных ранее трансформаций образуется мозг – предельно сложное морфологическое образование. Схематическое изображение мозга человека представлено на рис. 1.2.

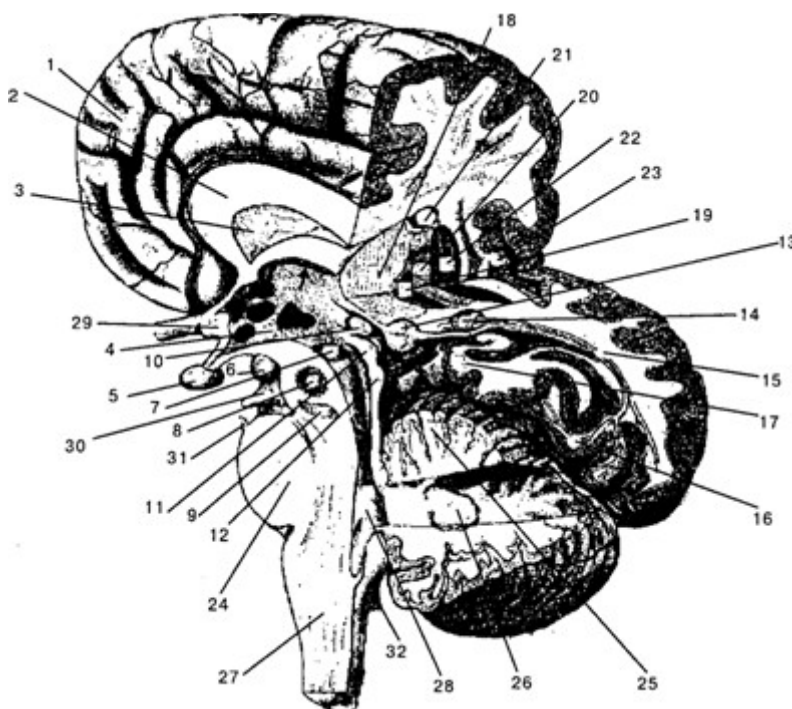


Рис. 1.2. Головной мозг (правое полушарие; частично удалены теменная, височная и затылочная области):

1 – медиальная поверхность лобной области правого полушария; 2 – мозолистое тело (corpus callosum); 3 – прозрачная перегородка (septum pellucidum); 4 – ядра гипоталамуса (nuclei hypothalami); 5 – гипофиз (hypophysis); 6 – мамиллярное тело (corpus mamillare); 7 – субталамическое ядро (nucleus subthalamicus); 8 – красное ядро (nucleus ruber) (проекция); 9 – черная субстанция (substantia nigra)(проекция); 10 – шишковидная железа (corpus pineale); 11 – верхние бугорки четверохолмия (colliculi superior tecti mesencepholi); 12 – нижние бугорки четверохолмия (colliculi inferior tecti mesencephali); 13 – медиальное коленчатое тело (МКТ) (corpus geniculatum mediale); 14 – латеральное коленчатое тело (ЛКТ) (corpus geniculatum laterale); 15 – нервные волокна, идущие от ЛКТ в первичную зрительную кору; 16 – шпорная извилина (sulcus calcarinus); 17 – гиппокампальная извилина (girus hippocampalis); 18 – таламус (thalamus); 19 – внутренняя часть бледного шара (globus pallidus); 20 – наружная часть бледного шара; 21 – хвостатое ядро (nucleus caudatus); 22 – скорлупа (putamen); 23 – островок (insula); 24 – мост (pons); 25 – мозжечок (кора)(cerebellum); 26 – зубчатое ядро мозжечка (nucleus dentatus); 27 – продолговатый мозг (medulla oblongata); 28 – четвертый желудочек (ventriculus quartus); 29 – зрительный нерв (nervus opticus); 30 – глазодвигательный нерв (nervus oculomotoris); 31 – тригеминальный нерв (nervus trigeminus); 32 – вестибулярный нерв (nervus vestibularis). Стрелкой обозначен свод

2. НЕЙРОН. ЕГО СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Мозг человека состоит из 10^{12} нервных клеток. Обычная нервная клетка получает информацию от сотен и тысяч других клеток и передает сотням и тысячам, а количество соединений в головном мозге превышает 10^{14} - 10^{15} . Открытые более 150 лет тому назад в морфологических исследованиях Р. Дютроше, К. Эренберга и И. Пуркинье, нервные клетки не перестают привлекать к себе внимание исследователей. Как независимые элементы нервной системы они были открыты сравнительно недавно – в XIX в. Гольджи и Рамон-и-Кахал применили достаточно совершенные методы окраски нервной ткани и нашли, что в структурах мозга можно выделить клетки двух типов: нейроны и глию.

Нейробиолог и нейроанатом Рамон-и-Кахал использовал метод окраски по Гольджи для картирования участков головного и спинного мозга. В результате была показана не только чрезвычайная сложность, но и высокая степень упорядоченности нервной системы. С тех пор появились новые методы исследования нервной ткани, позволяющие выполнить тонкий анализ ее строения, – например, использование гисторадиохимии выявляет сложнейшие связи между нервными клетками, что позволяет выдвигать принципиально новые предположения о построении нейронных систем.

Имеющая исключительно сложное строение, нервная клетка – это субстрат самых высокоорганизованных физиологических реакций, лежащих в основе способности живых организмов к дифференцированному реагированию на изменения внешней среды. К функциям нервной клетки относят передачу информации об этих изменениях внутри организма и ее запоминание на длительные сроки, создание образа внешнего мира и организацию поведения наиболее целесообразным способом, обеспечивающим живому существу максимальный успех в борьбе за свое существование.

Исследования основных и вспомогательных функций нервной клетки в настоящее время развились в большие самостоятельные области нейробиологии. Природа рецепторных свойств чувствительных нервных окончаний, механизмы межнейронной синаптической передачи нервных влияний, механизмы появления и распространения нервного импульса по нервной клетке и ее отросткам, природа сопряжения возбудительного и сократительного или секреторного процессов, механизмы сохранения следов в нервных клетках – все это кардинальные проблемы, в решении которых за последние десятилетия достигнуты большие успехи благодаря широкому внедрению новейших методов структурного, электрофизиологического и биохимического анализов.

2.1 Размер и форма

Размеры нейронов могут быть от 1 (размер фоторецептора) до 1000 мкм (размер гигантского нейрона у морского моллюска *Aplysia*) (см. [Сахаров, 1992]). Форма нейронов также исключительно разнообразна. Наиболее ясно форма нейронов видна при приготовлении препарата полностью изолированных нервных клеток. Нейроны чаще всего имеют неправильную форму. Существуют нейроны, напоминающие «листик» или «цветок». Иногда поверхность клеток напоминает мозг – она имеет «борозды» и «извилины». Исчерченность мембраны нейронов увеличивает ее поверхность более чем в 7 раз.

В нервных клетках различимы тело и отростки. В зависимости от функционального назначения отростков и их количества различают клетки монополярные и мультиполярные. Монополярные клетки имеют только один отросток – это аксон. Согласно классическим представлениям, у нейронов один аксон, по которому возбуждение распространяется от клетки. Согласно же наиболее новым результатам, полученным в электрофизиологических исследованиях с использованием красителей, которые могут распространяться от тела клетки и прокрашивать отростки, нейроны имеют более чем один аксон. Мультиполярные (биполярные) клетки имеют не только аксоны, но и дендриты. По дендритам сигналы от других клеток поступают в нейрон. Дендриты в зависимости от их локализации могут быть базальными и апикальными. Дендритное дерево некоторых нейронов чрезвычайно разветвлено, а на дендритах находятся синапсы – структурно и функционально оформленные места контактов одной клетки с другой.

Какие клетки более совершенны – униполярные или биполярные? Униполярные нейроны могут быть определенным этапом в развитии биполярных клеток. В то же время у

моллюсков, которые на эволюционной лестнице занимают далеко не верхний этаж, нейроны униполярные. Новыми гистологическими исследованиями показано, что даже у человека при развитии нервной системы клетки некоторых структур мозга из униполярных «превращаются» в биполярные. Подробное исследование онтогенеза и филогенеза нервных клеток убедительно показало, что униполярное строение клетки является вторичным явлением и что во время эмбрионального развития можно шаг за шагом проследить постепенное превращение биполярных форм нервных клеток в униполярные. Рассматривать биполярный или униполярный тип строения нервной клетки как признак сложности строения нервной системы вряд ли верно.

Отростки-проводники придают нервным клеткам способность объединяться в нервные сети различной сложности, что является основой для создания из элементарных нервных клеток всех систем мозга. Для приведения в действие этого основного механизма и его использования нервные клетки должны обладать вспомогательными механизмами. Назначением одного из них является превращение энергии различных внешних воздействий в тот вид энергии, который может включить процесс электрического возбуждения. У рецепторных нервных клеток таким вспомогательным механизмом являются особые сенсорные структуры мембраны, позволяющие изменять ее ионную проводимость при действии тех или иных внешних факторов (механических, химических, световых). У большинства других нервных клеток – это хемочувствительные структуры тех участков поверхностной мембраны, к которым прилежат окончания отростков других нервных клеток (постсинаптические участки) и которые могут изменять ионную проводимость мембраны при взаимодействии с химическими веществами, выделяемыми нервными окончаниями. Возникающий при таком изменении локальный электрический ток является непосредственным раздражителем, включающим основной механизм электрической возбудимости. Назначение второго вспомогательного механизма – преобразование нервного импульса в процесс, который позволяет использовать принесенную этим сигналом информацию для запуска определенных форм клеточной активности.

2.2 Цвет нейронов

Следующая внешняя характеристика нервных клеток – это их цвет. Он также разнообразен и может указывать на функцию клетки – например, нейроэндокринные клетки имеют белый цвет. Желтый, оранжевый, а иногда и коричневый цвет нейронов объясняется пигментами, которые содержатся в этих клетках. Размещение пигментов в клетке неравномерно, поэтому ее окраска различна по поверхности – наиболее окрашенные участки часто сосредоточены вблизи аксонного холмика. По-видимому, существует определенная взаимосвязь между функцией клетки, ее цветом и ее формой. Наиболее интересные данные об этом получены в исследованиях на нервных клетках моллюсков.

2.3. Синапсы

Биофизический и клеточно-биологический подход к анализу нейронных функций, возможность идентификации и клонирования генов, существенных для сигнализации, вскрыли тесную связь между принципами, которые лежат в основе синаптической передачи и взаимодействия клеток. В результате было обеспечено концептуальное единство нейробиологии с клеточной биологией.

Когда выяснилось, что ткани мозга состоят из отдельных клеток, соединенных между собой отростками, возник вопрос: каким образом совместная работа этих клеток

обеспечивает функционирование мозга в целом? На протяжении десятилетий споры вызывал вопрос о способе передачи возбуждения между нейронами, т.е. каким путем она осуществляется: электрическим или химическим. К середине 20-х гг. большинство ученых приняли ту точку зрения, что возбуждение мышц, регуляция сердечного ритма и других периферийных органов – результат воздействия химических сигналов, возникающих в нервах. Эксперименты английского фармаколога Г. Дейла и австрийского биолога О. Леви были признаны решающими подтверждениями гипотезы о химической передаче.

Усложнение нервной системы развивается по пути установления связей между клетками и усложнения самих соединений. Каждый нейрон имеет множество связей с клетками-мишенями. Эти мишени могут быть нейронами разных типов, нейросекреторными клетками или мышечными клетками. Взаимодействие нервных клеток в значительной мере ограничено специфическими местами, в которые могут приходить соединения – это синапсы. Данный термин произошел от греческого слова «застегивать» и был введен Ч. Шеррингтоном в 1897 г. А на полвека раньше К. Бернар уже отмечал, что контакты, которые формируют нейроны с клетками-мишенями, специализированы, и, как следствие, природа сигналов, распространяющихся между нейронами и клетками-мишенями, каким-то образом изменяется в месте этого контакта. Критичные морфологические данные о существовании синапсов появились позже. Их получил С. Рамон-и-Кахал (1911), который показал, что все синапсы состоят из двух элементов – пресинаптической и постсинаптической мембраны. Рамон-и-Кахал предсказал также существование третьего элемента синапса – синаптической щели (пространства между пресинаптическим и постсинаптическим элементами синапса). Совместная работа этих трех элементов и лежит в основе коммуникации между нейронами и процессами передачи синаптической информации. Сложные формы синаптических связей, формирующихся по мере развития мозга, составляют основу всех функций нервных клеток – от сенсорной перцепции до обучения и памяти. Дефекты синаптической передачи лежат в основе многих заболеваний нервной системы.

Синаптическая передача через большую часть синапсов мозга опосредуется при взаимодействии химических сигналов, поступающих из пресинаптической терминали, с постсинаптическими рецепторами. В течение более чем 100 лет изучения синапса все данные рассматривались с точки зрения концепции динамической поляризации, выдвинутой С. Рамон-и-Кахалом. В соответствии с общепринятой точкой зрения синапс передает информацию только в одном направлении: информация течет от пресинаптической к постсинаптической клетке, антероградно направленная передача информации обеспечивает финальный шаг в сформированных нейронных коммуникациях.

Анализ новых результатов заставляет предполагать, что существенная часть информации передается и ретроградно – от постсинаптического нейрона к пресинаптическим терминалям нерва [Jessell, Kandel, 1993]. В некоторых случаях были идентифицированы молекулы, которые опосредуют ретроградную передачу информации. Это целый ряд веществ от подвижных маленьких молекул окиси азота до больших полипептидов, таких, как фактор роста нерва. Даже если сигналы, которые передают информацию ретроградно, различны по своей молекулярной природе, принципы, на основе которых эти молекулы действуют, могут быть сходными. Бидирекциональность передачи обеспечивается и в электрическом синапсе, в котором щель в соединительном канале формирует физическую связь между двумя нейронами, без использования нейромедиатора для передачи сигналов от одного нейрона на другой. Это позволяет осуществлять бидирекциональную передачу ионов и других маленьких молекул. Но реципрокная передача существует также в дендродендритных химических синапсах, где оба элемента имеют приспособления для

высвобождения передатчика и ответа. Так как эти формы передачи часто трудно дифференцировать в сложных сетях мозга, случаев бидирекциональной синаптической коммуникации может оказаться значительно больше, чем это кажется сейчас.

Бидирекциональная передача сигналов в синапсе играет важную роль в любом из трех основных аспектов работы нервной сети: синаптической передаче, пластичности синапсов и созревании синапсов во время развития. Пластичность синапсов – это основа для формирования связей, которые создаются при развитии мозга и при научении. В обоих случаях требуется ретроградная передача сигналов от постк пресинаптической клетке, сетевой эффект которой заключается в том, чтобы сохранить или потенцировать активные синапсы. Ансамбль синапсов вовлекает координированное действие протеинов, высвобождаемых из преи постсинаптической клетки. Первичная функция белков состоит в том, чтобы индуцировать биохимические компоненты, требуемые для высвобождения передатчика из пресинаптической терминали, а также для того, чтобы организовать устройство для передачи внешнего сигнала постсинаптической клетке.

2.4. Электрическая возбудимость

Все функции, свойственные нервной системе, связаны с наличием у нервных клеток структурных и функциональных особенностей, обеспечивающих возможность генерации под влиянием внешнего воздействия особого сигнального процесса – нервного импульса (основными свойствами которого являются незатухающее распространение вдоль клетки, возможность передачи сигнала в необходимом направлении и воздействие с его помощью на другие клетки). Способность к генерации нервной клеткой распространяющегося нервного импульса определяется особым молекулярным устройством поверхностной мембраны, позволяющим воспринимать изменения проходящего через нее электрического поля, изменять практически мгновенно свою ионную проводимость и создавать за счет этого трансмембранный ионный ток, используя в качестве движущей силы постоянно существующие между внеи внутриклеточной средой ионные градиенты.

Этот комплекс процессов, объединяемых под общим названием «механизм электрической возбудимости», является яркой функциональной характеристикой нервной клетки. Возможность направленного распространения нервного импульса обеспечивается наличием у нервной клетки ветвящихся отростков, нередко простирающихся на значительные расстояния от ее сомы и обладающих в области своих окончаний механизмом передачи сигнала через межклеточную щель на последующие клетки.

Применение микроэлектродной техники позволило выполнить тонкие измерения, характеризующие основные электрофизиологические характеристики нервных клеток [Костюк, Крышталь, 1981; Окс, 1974; Ходоров, 1974]. Измерения показали, что каждая нервная клетка имеет отрицательный заряд, величина которого равна $-40 - -65$ мВ. Главное отличие нервной клетки от любой другой заключается в том, что она способна быстро изменять величину заряда вплоть до противоположного. Критический уровень деполяризации нейрона, при достижении которого возникает быстрый разряд, называется порогом генерации потенциала действия (ПД). Длительность потенциала действия различна у позвоночных и беспозвоночных животных – у беспозвоночных она равна 0,1 мс, а у позвоночных 1–2 мс. Серия потенциалов действия, распределенных во времени, является основой для пространственно-временного кодирования.

Внешняя мембрана нейронов чувствительна к действию специальных веществ, которые выделяются из пресинаптической терминали – к нейромедиаторам. В настоящее время идентифицировано около 100 веществ, которые выполняют эту функцию. На внешней

стороне мембраны расположены специализированные белковые молекулы – рецепторы, которые и взаимодействуют с нейромедиатором. В результате происходит открытие каналов специфической ионной проницаемости – только определенные ионы могут массированно проходить в клетку после действия медиатора. Развивается локальная деполаризация или гиперполяризация мембраны, которая называется постсинаптическим потенциалом (ПСП). ПСП могут быть возбуждательными (ВПСП) и тормозными (ТПСП). Амплитуда ПСП может достигать 20 мВ.

2.5. Пейсмекер

Один из удивительных видов электрической активности нейронов, регистрируемой внутриклеточным микроэлектродом, – это пейсмекерные потенциалы. А. Арванитаки и Н. Халазонитис [Arvanitaki, Chalazonitis, 1955] впервые описали осциллирующие потенциалы нервной клетки, не связанные с поступлением к ней синаптических влияний. Эти колебания в ряде случаев могут приобретать такой размах, что превышают критический уровень потенциала, необходимый для активации механизма электрической возбудимости. Наличие в соме клетки таких волн мембранного потенциала было обнаружено на нейронах моллюсков. Они были расценены как проявление спонтанной, или ауторитмической активности, имеющей эндогенное происхождение [Alving, 1968].

Аналогичные ритмические колебания были затем описаны и во многих других типах нейронов. Способность к длительной ритмической активности сохраняется у некоторых клеток в течение длительного времени после полного их выделения [Chen et al., 1971; Греченко, Соколов, 1986]. Следовательно, в ее основе действительно лежат эндогенные процессы, приводящие к периодическому изменению ионной проницаемости поверхностной мембраны. Важную роль играют изменения ионной проницаемости мембраны под действием некоторых цитоплазматических факторов, например системы обмена циклических нуклеотидов. Изменения активности этой системы при действии на соматическую мембрану некоторых гормонов или других внесинаптических химических влияний могут модулировать ритмическую активность клетки (эндогенная модуляция).

Запускать генерацию колебаний мембранного потенциала могут синаптические и внесинаптические влияния. Л. Тауц и Г.М. Гершенфельд [Tauc, Gerschenfeld, 1960] обнаружили, что соматическая мембрана нейронов моллюсков, не имеющая на своей поверхности синаптических окончаний, обладает высокой чувствительностью к медиаторным веществам и, следовательно, имеет молекулярные хемоправляемые структуры, свойственные постсинаптической мембране. Наличие внесинаптической рецепции показывает возможность модуляции пейсмекерной активности диффузным действием выделяющихся медиаторных веществ.

Сложившаяся концепция о двух типах мембранных структур – электровозбудимой и электроневозбудимой, но химически возбудимой, заложила основу представлений о нейроне как пороговом устройстве, обладающем свойством суммации возбуждающих и тормозных синаптических потенциалов. Принципиально новое, что вносит эндогенный пейсмекерный потенциал в функционирование нейрона, заключается в следующем: пейсмекерный потенциал превращает нейрон из сумматора синаптических потенциалов в генератор. Представление о нейроне как управляемом генераторе заставляет по-новому взглянуть на организацию многих функций нейрона.

Пейсмекерными потенциалами в собственном смысле этого слова называют близкие к синусоидальным колебания частотой 0,1–10 Гц и амплитудой 5–10 мВ. Именно эта категория эндогенных потенциалов, связанных с активным транспортом ионов, образует

механизм внутреннего генератора нейрона, обеспечивающего периодическое достижение порога генерации ПД в отсутствие внешнего источника возбуждения. В самом общем виде нейрон состоит из электровозбудимой мембраны, химически возбудимой мембраны и локуса генерации пейсмекерной активности. Именно пейсмекерный потенциал, взаимодействующий с хемовозбудимой и электровозбудимой мембраной, делает нейрон устройством со «встроенным» управляемым генератором [Bullock, 1984].

Если локальный потенциал является частным случаем механизма генерации ПД, то пейсмекерный потенциал принадлежит к особому классу потенциалов – электрогенному эффекту активного транспорта ионов. Особенности ионных механизмов электрической возбудимости соматической мембраны лежат в основе важных свойств нервной клетки, в первую очередь ее способности генерировать ритмические разряды нервных импульсов. Электрогенный эффект активного транспорта возникает в результате несбалансированного переноса ионов в разных направлениях. Широко известен гиперполяризационный постоянный потенциал как результат активного вывода ионов натрия, суммирующийся потенциалом Нернста [Ходоров, 1974]. Дополнительное включение активного насоса ионов натрия создает фазические медленные волны гиперполяризации (негативные отклонения от уровня мембранного потенциала покоя), обычно возникающие вслед за высокочастотной группой ПД, которая приводит к избыточному накоплению натрия в нейроне.

Несомненно, что некоторые из компонентов механизма электрической возбудимости соматической мембраны, а именно электроуправляемые кальциевые каналы, вместе с тем являются фактором, сопрягающим мембранную активность с цитоплазматическими процессами, в частности с процессами протоплазматического транспорта и нервной трофики. Детальное выяснение этого важного вопроса требует дальнейшего экспериментального изучения.

Пейсмекерный механизм, являясь эндогенным по происхождению, может активироваться и инактивироваться на длительное время в результате афферентных воздействий на нейрон. Пластические реакции нейрона могут обеспечиваться изменениями эффективности синаптической передачи и возбудимости пейсмекерного механизма (Соколов, Тавкхелидзе, 1975).

Пейсмекерный потенциал является компактным способом передачи внутринейронной генетической информации. Приводя к генерации ПД, он обеспечивает возможность выхода эндогенных сигналов на другие нейроны, в том числе и эффекторные, обеспечивающие реакцию [Bullock, 1984]. Тот факт, что генетическая программа включает звено управления пейсмекерным потенциалом, позволяет нейрону реализовывать последовательность своих генетических программ. Наконец пейсмекерный потенциал в той или иной степени может подвергаться синаптическим влияниям. Этот путь позволяет интегрировать генетические программы с текущей активностью, обеспечивая гибкое управление последовательными программами. Пластические изменения пейсмекерного потенциала еще больше расширяют возможность приспособления наследственно фиксированных форм к потребностям организма. Пластические изменения развиваются в этом случае не в геноме, а на пути выхода наследственной программы на реализацию (на уровне генерации ПД).

Глава 2 МЕТОДЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Физиологические процессы, как правило, скрыты от внешнего наблюдения, поэтому они длительное время оставались вне области интересов психологов, занимавшихся в основном исследованием доступных для прямого наблюдения проявлений поведения человека. Однако многие модели психической деятельности человека носили бы чисто умозрительный характер, а психология оставалась бы «безмозглой», если бы психологи не заинтересовались нейрофизиологическими процессами, лежащими в основе исследуемой ими реальности [Швырков, 1995].

С другой стороны, в нейрофизиологии постоянно возникала потребность описать организацию физиологических процессов в терминах, определяемых в психологических концепциях и теориях. Происходило и происходит взаимное обогащение двух наук о человеке как теоретическими разработками, так и экспериментальными методами (см. Предисловие). Что же дает изучение физиологических показателей работы нервной системы? Во-первых, в силу своей объективности физиологические показатели становятся надежными элементами, используемыми при описании изучаемого поведения. Во-вторых, они позволяют экспериментаторам включить в сферу своих исследований скрытые для прямого наблюдения проявления активности организма, лежащие в основе поведения. И, как оптимистично заявил Ж. Пайяр: «Помимо более полного объективного описания явлений, в основе обращения к физиологическим показателям лежит смелое устремление, которое продолжает направлять усилия современных психологов объяснить психологические явления на органической основе» [1970, с.10].

В психофизиологии основными методами регистрации физиологических процессов являются электрофизиологические методы. В физиологической активности клеток, тканей и органов особое место занимает электрическая составляющая. Электрические потенциалы отражают физико-химические следствия обмена веществ, сопровождающие все основные жизненные процессы, и поэтому являются исключительно надежными, универсальными и точными показателями течения любых физиологических процессов [Коган, 1969]. Надежность электрических показателей по сравнению с другими, по мнению А.Б. Когана, особенно демонстративна, «когда они оказываются единственным средством обнаружения деятельности» [там же, с.13]. Единообразие потенциалов действия в нервной клетке, нервном волокне, мышечной клетке как у человека, так и у животных говорит об универсальности этих показателей. Точность электрических показателей, т.е. их временное и динамическое соответствие физиологическим процессам, основана на быстрых физико-химических механизмах генерации потенциалов, являющихся неотъемлемым компонентом физиологических процессов в нервной или мышечной структуре.

К перечисленным преимуществам электрических показателей физиологической активности следует добавить и неоспоримые технические удобства их регистрации: помимо специальных электродов, для этого достаточно универсального усилителя биопотенциалов, который скоммутирован с компьютером, имеющим соответствующее программное обеспечение. И, что важно для психофизиологии, большую часть этих показателей можно регистрировать, никак не вмешиваясь в изучаемые процессы и не травмируя объект исследования. К наиболее широко используемым методам относятся

регистрация импульсной активности нервных клеток, регистрация электрической активности кожи, электроэнцефалография, электроокулография, электромиография и электрокардиография. В последнее время в психофизиологию внедряется новый метод регистрации электрической активности мозга – магнитоэнцефалография и изотопный метод (позитронноэмиссионная томография).

1. РЕГИСТРАЦИЯ ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

Изучение активности нервных клеток, или нейронов, как целостных морфологических и функциональных единиц нервной системы, безусловно, остается базовым направлением в психофизиологии. Одним из показателей активности нейронов являются потенциалы действия – электрические импульсы длительностью несколько мс и амплитудой до нескольких мВ. Современные технические возможности позволяют регистрировать импульсную активность нейронов у животных в свободном поведении и, таким образом, сопоставлять эту активность с различными поведенческими показателями. В редких случаях в условиях нейрохирургических операций исследователям удается зарегистрировать импульсную активность нейронов у человека.

Поскольку нейроны имеют небольшие размеры (несколько десятков микрон), то и регистрация их активности осуществляется с помощью подводимых вплотную к ним специальных отводящих микроэлектродов. Свое название они получили потому, что диаметр их регистрирующей поверхности составляет около одного микрона. Микроэлектроды бывают металлическими и стеклянными. Металлический микроэлектрод представляет собой стержень из специальной высокоомной изолированной проволоки со специальным способом заточенным регистрирующим кончиком. Стеклянный микроэлектрод – пирексовая тонкая трубочка (диаметр около 1 мм) с тонким незапаянным кончиком, заполненная раствором электролита. Электрод фиксируется в специальном микроманипуляторе, укрепленном на черепе животного, и коммутируется с усилителем. С помощью микроманипулятора электрод через отверстие в черепе пошагово вводят в мозг. Длина шага составляет несколько микрон, что позволяет подвести регистрирующий кончик электрода очень близко к нейрону, не повреждая его (рис. 2.1 А). Подведение электрода к нейрону осуществляется либо вручную, и в этом случае животное должно находиться в состоянии покоя, либо автоматически на любом этапе поведения животного. Усиленный сигнал поступает на монитор и записывается на магнитную ленту или в память ЭВМ. При «подходе» кончика электрода к активному нейрону экспериментатор видит на мониторе появление импульсов, амплитуда которых при дальнейшем осторожном продвижении электрода постепенно увеличивается. Когда амплитуда импульсов начинает значительно превосходить фоновую активность мозга, электрод больше не подводят, чтобы исключить возможность повреждения мембраны нейрона. Пример импульсной активности нейрона, зарегистрированной у кролика, находящегося в условиях свободного поведения, представлен на рис. 2.1 В.

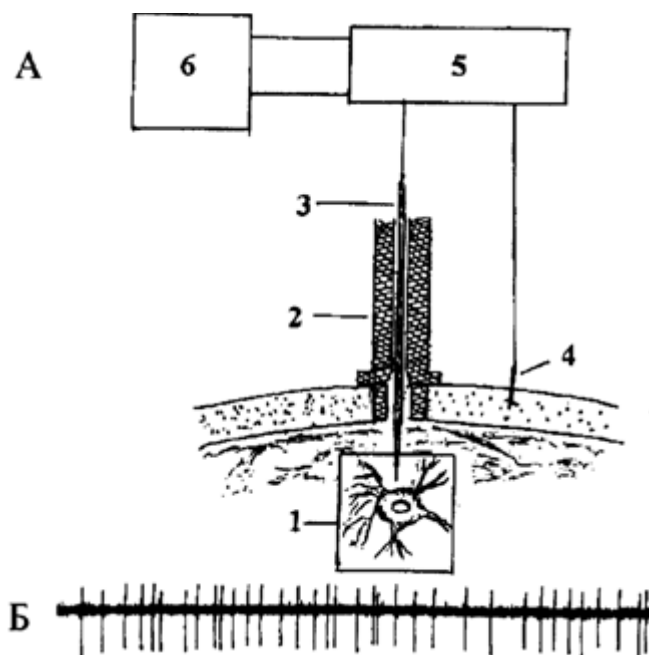


Рис. 2.1. А – принципиальная схема регистрации импульсной активности нейрона:

1 - нейрон (увеличен) и кончик отводящего электрода;

2 – микроманипулятор (в разрезе);

3 – микроэлектрод с отводящим проводом;

4 – индифферентный электрод;

5 – усилитель;

6 – монитор и записывающее устройство

Б – пример записи импульсной активности нейрона (нейронограмма)

2. ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ

Среди методов электрофизиологического исследования ЦНС человека наибольшее распространение получила регистрация колебаний электрических потенциалов мозга с поверхности черепа – электроэнцефалограммы. В электроэнцефалограмме отражаются только низкочастотные биоэлектрические процессы длительностью от 10 мс до 10 мин. Предполагается, что электроэнцефалограмма (ЭЭГ) в каждый момент времени отражает суммарную электрическую активность клеток мозга. Но окончательно вопрос о происхождении ЭЭГ не решен.

ЭЭГ регистрируют с помощью наложенных на кожную поверхность головы (скальп) отводящих электродов, скоммутированных в единую цепь со специальной усилительной техникой. Увеличенные по амплитуде сигналы с выхода усилителей можно записать на магнитную ленту или в память компьютера для последующей статистической обработки. Для минимизации контактного сопротивления между электродом и скальпом на месте наложения электрода тщательно раздвигают волосы, кожу обезжиривают раствором спирта и между электродом и кожей кладут специальную электропроводную пасту. Для

исключения электрохимических процессов на границе электрод–электролит (паста), приводящих к собственным электрическим потенциалам, поверхность электродов покрывают электропроводными неполяризуемыми составами, например хлорированным серебром. В норме контактное сопротивление не должно превышать 3–5 кОм.

Как любые электрические потенциалы, ЭЭГ всегда измеряется между двумя точками. Существуют два способа регистрации ЭЭГ – биполярный и монополярный. При биполярном отведении регистрируется разность потенциалов между двумя активными электродами. Этот метод применяется в клинике для локализации патологического очага в мозге, но он не позволяет определить, какие колебания возникают под каждым из двух электродов и каковы их амплитудные характеристики. В психофизиологии общепринятым считается метод монополярного отведения. При монополярном методе отведения регистрируется разность потенциалов между различными точками на поверхности головы по отношению к какой-то одной индифферентной точке. В качестве индифферентной точки берут такой участок на голове или лице, на котором какие-либо электрические процессы минимальны и их можно принять за нуль: обычно это – мочка уха или сосцевидный отросток черепа. В этом случае с электрода, наложенного на скальп, регистрируются изменения потенциала с определенного участка мозга.

Отводящие электроды можно накладывать на самые разные участки поверхности головы с учетом проекции на них тех или иных областей головного мозга. На заре применения ЭЭГ исследователи так и делали, но при этом они обязательно предоставляли в своих отчетах и публикациях координаты расположения электродов. Однако потребность сопоставления электроэнцефалографических результатов, полученных у людей с разными размерами головы в разных лабораториях и в разных странах, привела к созданию единой стандартной системы наложения электродов, получившей название системы «10–20» [Jasper, 1958].

В соответствии с этой системой у испытуемого делают три измерения черепа (рис. 2.2): а) продольный размер черепа – измеряют расстояние по черепу между точкой перехода лобной кости в переносицу (назион) и затылочным бугром; б) поперечный размер черепа – измеряют расстояние по черепу через макушку (вертекс) между наружными слуховыми проходами обеих ушей; в) длину окружности головы, измеренной по этим же точкам. Подробно см. правила расчета в [Методы исслед. в психофизиол., 1994, с. 10–12]. Измеренные расстояния разделяют на интервалы, причем длина каждого интервала, начинающегося от точки измерения, составляет 10%, а остальные интервалы составляют 20% от соответствующего размера черепа. Имея эти основные размеры, поверхность черепа можно разметить в виде сетки, на пересечении линий которой накладываются электроды (см. рис. 2.2). Электроды, расположенные по средней линии, отмечаются индексом Z; отведения на левой половине головы имеют нечетные индексы, на правой – четные. Отведения в системе «10–20»: фронтальные (*F1, F2, F3 F4, Fz*); лобные полюса (*Fp1, Fp2*); центральные (*C1, C2, C3, C4, Cz*); парietальные (*P1, P2 P3 P4, Pz*); темпоральные (*T1, T2, T3, T4, T5, Tz*); окципитальные (*O1, O2, Oz*).

В системе расположения электродов «10–10», которая является модификацией системы «10–20», количество отведений увеличено; эта система предусматривает установку дополнительных электродов, смещенных по отношению к положению электродов в системе «10–20» вперед (обозначаются ') или назад ("), например, отведение C1' в системе «10–10» находится впереди от отведения C1 в системе «10–20» [Chartian et al., 1985].

ЭЭГ продолжает оставаться сложным для расшифровки показателем мозговой активности. При некоторых состояниях субъекта в этом сложном колебательном процессе можно визуально выделить ритмические колебания определенной частоты (рис. 2.3).

Альфаритм – наиболее часто встречающийся ритм, который состоит из волн правильной, почти синусоидальной формы, с частотой от 8 до 13 Гц у разных лиц и с амплитудой 50–100 мкВ. Наблюдается он в состоянии спокойного бодрствования, медитации и длительной монотонной деятельности. В первую очередь появляется в затылочных областях, где он наиболее выражен, и может периодически распространяться на другие области мозга. Часто амплитуда колебания альфа-ритма постепенно увеличивается, а затем уменьшается. Этот феномен получил название «веретено альфа-ритма».

Длительность веретен составляет от долей секунды до нескольких секунд. Если испытуемого отвлечь каким-либо раздражителем, то этот ритм десинхронизируется, т.е. заменяется низкоамплитудной высокочастотной ЭЭГ. Этот феномен в литературе обозначается терминами реакция активации, пробуждения или десинхронизации. По данным Л.А. Новиковой [1978], у слепых людей с врожденной или многолетней слепотой, а также при сохранности только светоощущения альфа-ритм отсутствует. Исчезновение альфа-ритма наблюдалось в случае атрофии зрительного нерва. Автор предполагает, что альфа-ритм совпадает с наличием предметного зрения. По мнению П.В. Симонова [1979], альфа-ритм связан с квантованием внешних стимулов. Мю-ритм (роландический или аркообразный) регистрируется в роландической борозде. Близок по частоте и амплитуде к альфа-ритму, но отличается формой волн, имеющих округленные вершины и поэтому похожих на арки; встречается редко. Связан с тактильным и проприоцептивным раздражением и воображением движения. Выражен у слепых, компенсирующих потерю зрения развитием тактильного и двигательного исследования среды [Новикова, 1966].

Каппа-ритм сходен по частоте с альфа-ритмом, регистрируется в височной области при подавлении альфа-ритма в других областях в процессе умственной деятельности. Альфа-, мю и каппа-ритмы относят к одной частотной категории ритмов ЭЭГ [Коган, 1983]. Бета-ритм – колебания в диапазоне от 14 до 30 Гц с амплитудой 5–30 мкВ. Наиболее выражен в лобных областях, но при различных видах интенсивной деятельности резко усиливается и распространяется на другие области мозга [Коган, 1983]. Гамма-ритм – колебания потенциалов в диапазоне выше 30 Гц. Амплитуда этих колебаний не превышает 15 мкВ и обратно пропорциональна частоте. Наблюдается при решении задач, требующих максимального сосредоточения внимания. Тета-ритм имеет частоту 4–8 Гц и амплитуду от 20 до 100 мкВ (и даже более). Наиболее выражен в гиппокампе. Связан с поисковым поведением, усиливается при эмоциональном напряжении. П.В. Симонов [1979] считает, что тета-ритм связан с квантованием извлекаемых из памяти энграмм. Дельта-ритм состоит из высокоамплитудных (сотни микровольт) волн частотой 1–4 Гц. Возникает при естественном и наркотическом сне, а также наблюдается при регистрации ЭЭГ от участков коры, граничащих с областью, пораженной опухолью. Сверхмедленные потенциалы коры имеют период колебаний от нескольких секунд до нескольких часов и амплитуду от сотен микровольт до десятков милливольт. Регистрируются специальными усилителями постоянного тока. Условно их разделяют на 5 групп в соответствии с периодом (Т) колебаний: секундные ($T=3-10$ с), декасекундные ($T=15-60$ с), минутные ($T=2-9$ мин), декаминутные ($T=10-20$ мин) и часовые ($T=0,5-1,5$ ч) [Коган, 1969]. Наблюдаются при бодрствовании, сне, повторных предъявлениях проб на объем оперативной памяти, патологиях мозга, действии фармакологических веществ [Илюхина, 1977].

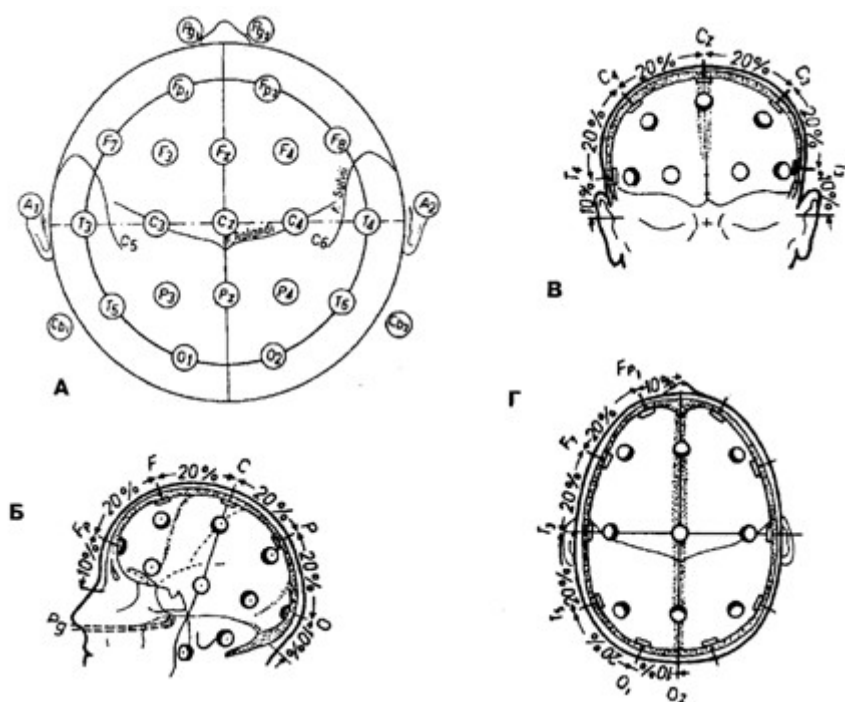


Рис. 2.2. Схема расположения электроэнцефалографических электродов на скальпе [Jasper, 1958]:

A – вид сверху; *Б* – вид сбоку справа; *В* – вид спереди; *Г* – вид сверху

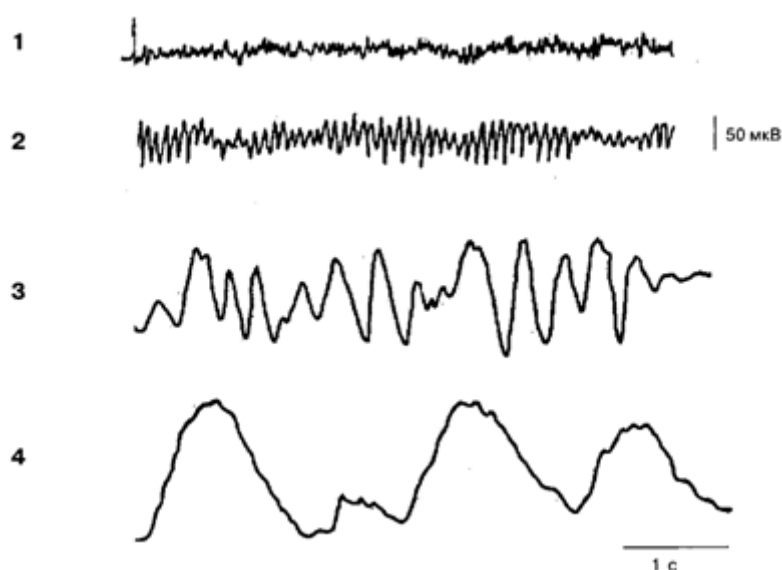


Рис. 2.3. Основные ритмы электроэнцефалограммы:

1 – бета-ритм; *2* – альфа-ритм; *3* – тета-ритм; *4* – дельта-ритм

Однако описанные ритмы довольно редко встречаются в чистом виде в реальном психофизиологическом эксперименте; когда испытуемый вовлечен в определенный вид деятельности, его ЭЭГ представляет постоянно меняющуюся по амплитуде и частоте кривую. В настоящее время выпускаются самые разнообразные пакеты программ для анализа ЭЭГ на персональных компьютерах. Мы не будем здесь подробно останавливаться на методах анализа ЭЭГ, так как эта проблема требует специального обсуждения. Отметим лишь, что можно выделить два направления в анализе ЭЭГ у

субъекта, выполняющего определенный вид деятельности. Одно из них – это сопоставление описанных ритмов ЭЭГ или ее частотного спектра, выявляющего выраженность альфа-, бета-, тета и каппа-ритмов, с текущей деятельностью (решение задач, счет в уме, выполнение ассоциативных тестов, мысленное представление зрительных или слуховых ощущений, выполнение задач на объем кратковременной памяти и т.д.) [Труш, Кориневский, 1978; Ливанов, Хризман, 1978]. Сюда же можно отнести и выявление особенностей того или иного ритма ЭЭГ и их сопоставление с индивидуальной способностью выполнять определенный психологический тест, причем проведение этих исследований может быть разделено во времени [см., например, гл. 6; Психофизиол. закономерн., 1985]. В рамках другого направления ЭЭГ описывается на основе прямого сопоставления тех или иных ее компонентов с реально развивающимися этапами экспериментально контролируемой деятельности. Одним из примеров подобного подхода является сопоставление амплитудно-временных характеристик компонентов связанных с событием потенциалов (ССП) с выделяемыми характеристиками реализующегося в это время поведения (см. гл.16).

Важное значение в изучении активности мозга имеет сравнительный анализ биоэлектрических потенциалов, регистрируемых одновременно в разных областях мозга [Труш, Кориневский, 1978]. Так, в школе М.Н. Ливанова впервые был обнаружен феномен развития пространственной синхронизации потенциалов в диапазоне определенного ритма (чаще тета-ритма) при формировании поведенческого навыка у животных и у человека при различных психологических тестах [Ливанов, Хризман, 1978]. В настоящее время компьютерные программы просчитывают амплитуды ЭЭГ, ВП и ССП в каждом частотном диапазоне – альфа-, бета-, тета и дельта-ритмов для каждого отведения. Цифровые данные в виде черно-белых или цветных шкал переносятся на соответствующие места отведений на черепе, что дает наглядное представление о том, в каких частях мозга и в какой степени выражена та или иная частота колебаний или тот или иной потенциал [Kaplan et al., 1994].

Артефакты (рис. 2.4). При записи ЭЭГ могут регистрироваться электрические процессы, не связанные с активностью мозга. Их называют артефактами. Все артефакты можно разделить на технические и биологические.

При удовлетворительном состоянии усилительной и регистрирующей техники и при соблюдении всех правил регистрации электрофизиологических показателей технические артефакты, как правило, связаны с неудовлетворительным контактом отводящих электродов с кожными покровами головы, в результате чего контактное сопротивление резко возрастает, т.е. увеличивается внутреннее сопротивление источника электрических потенциалов, а это приводит к снижению электрического сигнала на входе усилителя и увеличению амплитуды сигналов, наводящихся на электроды от внешних источников. В этих случаях при регистрации ЭЭГ чаще всего наблюдается синусоидальная кривая с частотой 50 Гц (наводка переменного тока), осложненная низкоамплитудными биопотенциалами. Сходная артефактная картина имеет место при отсутствии заземления испытуемого. Все технические артефакты относительно легко устранимы. Биологические артефакты появляются в ЭЭГ от других источников организма и в большинстве случаев неустраняемы техническими средствами. К этим артефактам относятся артефакты от движения глаз, которые больше всего выражены в передних областях мозга, и активности скелетных мышц, особенно жевательных и мимических. Избавиться от «глазных» и «мышечных» артефактов можно только изменением условий проведения эксперимента, исключая постоянные движения глаз и мышечную активность, а также специальным инструктированием испытуемого. Иногда на ЭЭГ «пробивает» электрокардиограмма. В этом случае нужно проверить сопротивление на электродах.

Следует лишь отметить, что и методы получения определенных феноменов в ЭЭГ, и методы анализа ЭЭГ определяются задачей исследования и методологией, которой придерживается тот или иной исследователь.

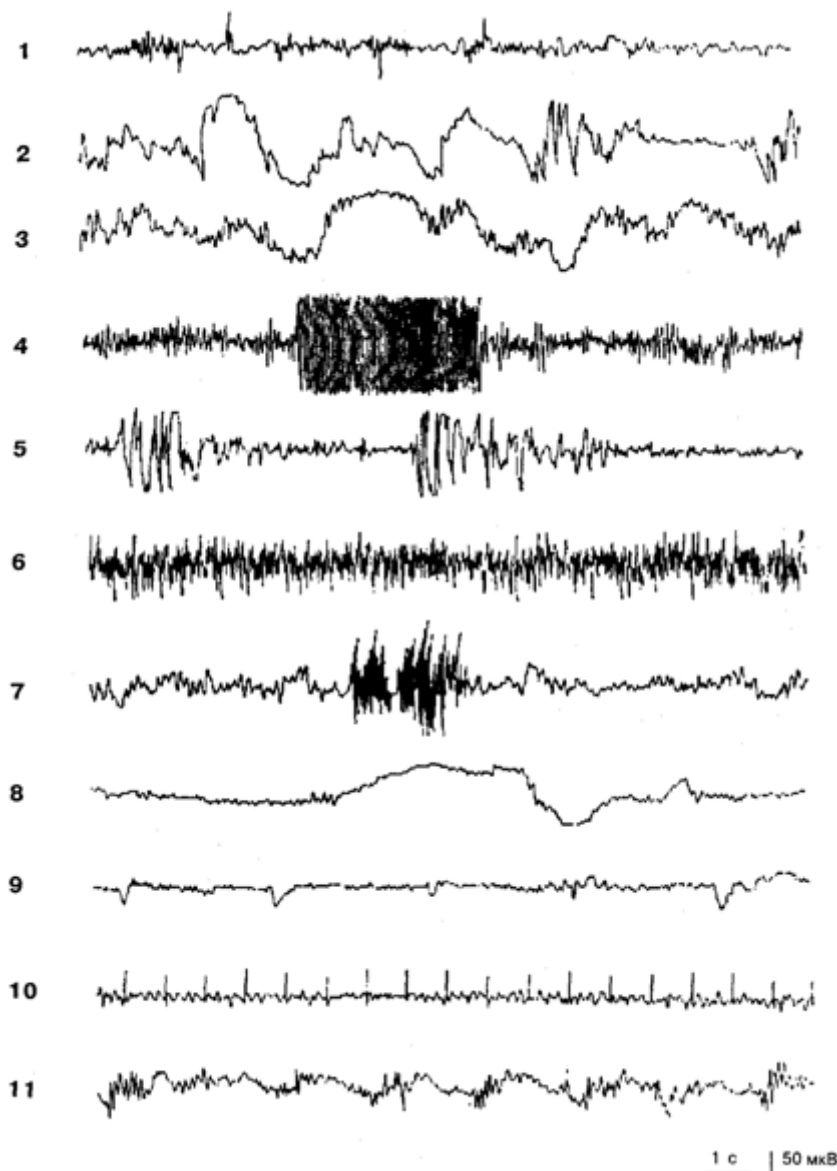


Рис. 2.4. Артефакты на электроэнцефалограмме:

1,2,3 - электродные артефакты; 4 – посторонние электрические помехи; 5 – артефакты, вызванные движением испытуемого; 6, 7 – мышечные потенциалы, вызванные напряжением мышц корпуса и сморщиванием лба соответственно; 8 – кожные потенциалы; 9 - моргание; 10- электрокардиограмма на фоне электроэнцефалограммы; 11 – пульсовые волны [Егорова, 1973]

3. МАГНИТОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ

Активность мозга всегда представлена синхронной активностью большого количества нервных клеток, сопровождаемой слабыми электрическими токами, которые создают магнитные поля. Регистрация этих полей неконтактным способом позволяет получить так называемую магнитоэнцефалограмму (МЭГ). МЭГ регистрируют с помощью сверхпроводящего квантового интерференционного устройства – магнетометра.

Предполагается, что если ЭЭГ больше связана с радиальными по отношению к поверхности коры головного мозга источниками тока (диполями), что имеет место на поверхности извилин, то МЭГ больше связана с тангенциально направленными источниками тока, имеющими место в корковых областях, образующих борозды (рис. 2.5). Если исходить из того, что площадь коры головного мозга в бороздах и на поверхности извилин приблизительно одинакова, то несомненно, что значимость магнитоэнцефалографии при изучении активности мозга сопоставима с электроэнцефалографией. Как следует из рис. 2.5, электрическое и магнитное поля взаимоперпендикулярны, поэтому при одновременной регистрации обоих полей можно получить взаимодополняющую информацию об исходном источнике генерации тех или иных потенциалов [Хари, Каукоранта, 1987]. МЭГ может быть представлена в виде профилей магнитных полей на поверхности черепа либо в виде кривой линии, отражающей частоту и амплитуду изменения магнитного поля в определенной точке скальпа. МЭГ дополняет информацию об активности мозга, получаемую с помощью электроэнцефалографии.

4. ПОЗИТРОННО-ЭМИССИОННАЯ ТОМОГРАФИЯ МОЗГА

В современных клинических и экспериментальных исследованиях все большее значение приобретают методы, дающие визуальную картину мозга субъекта в виде среза на любом уровне, построенную на основе метаболической активности отображенных на этой картине структур. Одним из наиболее результативных методов в плане пространственного разрешения изображения является позитронно-эмиссионная томография мозга (ПЭТ). Техника ПЭТ заключается в следующем. Субъекту в кровеносное русло вводят изотоп, это кислород-15, азот-13 или фтор-18. Изотопы вводят в виде соединения с другими молекулами. В мозге радиоактивные изотопы излучают позитроны, каждый из которых, пройдя через ткань мозга примерно на 3 мм от локализации изотопа, сталкивается с электроном. Столкновение между материей и антиматерией приводит к уничтожению частиц и появлению пары протонов, которые разлетаются от места столкновения в разные стороны теоретически под углом в 180° друг к другу. Голова субъекта помещена в специальную ПЭТ-камеру, в которую в виде круга вмонтированы кристаллические детекторы протонов. Подобное расположение детекторов позволяет фиксировать момент одновременного попадания двух «разлетевшихся» от места столкновения протонов двумя детекторами, отстоящими друг от друга под углом в 180° .

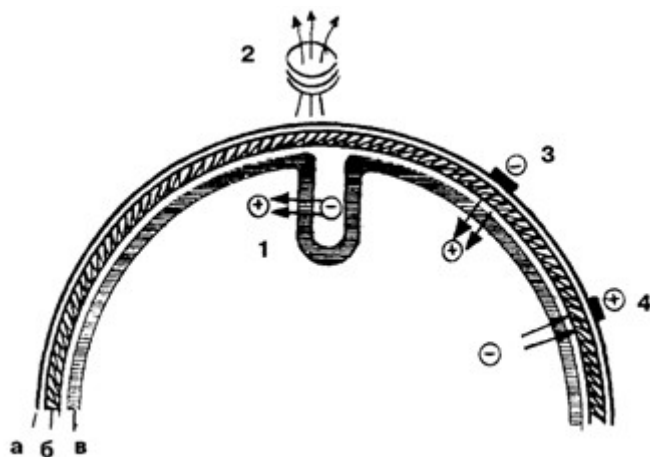


Рис. 2.5. Схема магнитных и электрических полей головного мозга:

1 – тангенциальное к поверхности скальпа направление тока в борозде создает магнитное поле (2), улавливаемое магнетометром, перпендикулярное положению электрического диполя; 2 – направление силовых линий магнитного поля определяется «правилом правой руки», ладонная поверхность разогнутой кисти которой обращена к объекту: когда ток течет в направлении большого пальца правой руки, линии магнитного поля следуют в направлении остальных пальцев; 3 и 4 – электрические поля (диполи), регистрируемые электроэнцефалографическим методом; *a* – скальп; *b* – череп; *в* – кора головного мозга

Наиболее часто применяют лиганд F18 – дезоксиглюкозу (ФДГ). ФДГ является аналогом глюкозы. Области мозга с разной метаболической активностью поглощают ФДГ соответственно с разной интенсивностью, но не утилизируют ее. Концентрация изотопа F18 в нейронах разных областей увеличивается неравномерно, следовательно и потоки «разлетающихся» протонов на одни детекторы попадают чаще, чем на другие. Информация от детекторов поступает на компьютер, который создает плоское изображение (срез) мозга на регистрируемом уровне. Кроме того, два других изотопа применяются в ПЭТ также для определения метаболической активности.

5. ОКУЛОГРАФИЯ

Движения глаз являются важным показателем в психофизиологическом эксперименте. Регистрация движений глаз называется окулографией.

С одной стороны, окулографический показатель необходим для выявления артефактов от движений глаз в ЭЭГ (см. рис. 2.4), с другой стороны, этот показатель выступает и как самостоятельный предмет исследования, и как составляющая при изучении субъекта в деятельности. Амплитуду движения глаз определяют в угловых градусах. Существует восемь основных видов движений глаз [Барабанщиков, Милад, 1994]. Три движения – тремор (мелкие, частые колебания амплитудой 20–40 угловых секунд), дрейф (медленное, плавное перемещение глаз, прерываемое микроскачками) и микросаккады (быстрые движения продолжительностью 10–20 мс и амплитудой 2–50 угловых минут) относят к микродвижениям, направленным на сохранение местоположения глаз в орбите.

Из макродвижений, связанных с изменением местоположения глаз в орбите, наибольший интерес в психофизиологическом эксперименте представляют макросаккады и прослеживающие движения глаз. Макросаккады отражают обычно произвольные быстрые и точные смещения взора с одной точки на другую, например при рассматривании картины, при быстрых точностных движениях руки (рис. 2.6) и т.д. Их амплитуда варьирует в пределах от 40 угловых минут до 60 угловых градусов. Прослеживающие движения глаз – плавные перемещения глаз при отслеживании перемещающегося объекта в поле зрения. Амплитуда прослеживающих движений ограничивается пределами моторного поля глаза (плюс-минус 60 угловых градусов по горизонтали и плюс-минус 40 угловых градусов по вертикали). В основном прослеживающие движения глаз носят произвольный характер, начинаются через 150–200 мс после начала движения объекта и продолжаются в течение 300 мс после его остановки.

Наиболее распространенным методом регистрации движений глаз является электроокулография. По сравнению с другими окулографическими методами, такими, как фотооптический, фотоэлектрический и электромагнитный, электроокулография исключает контакт с глазным яблоком, может проводиться при любом освещении и тем самым не нарушает естественных условий зрительной активности. В основе электроокулографии лежит дипольное свойство глазного яблока – его роговица имеет положительный заряд относительно сетчатки (корнеоретинальный потенциал).

Электрическая и оптическая оси глазного яблока практически совпадают, и поэтому электроокулограмма (ЭОГ) может служить показателем направления взгляда [Барабанщиков, Милад, 1994]. При движении глаза угол его электрической оси изменяется, что приводит к изменению потенциалов, наводимых диполем глазного яблока на окружающие ткани. Именно эти потенциалы регистрируются электроокулографическим методом.

Две пары неполяризуемых отводящих электродов с электропроводной пастой накладывают на обезжиренные участки кожи в следующих точках: а) около височных углов обеих глазных щелей – для регистрации горизонтальной составляющей движений; б) посередине верхнего и нижнего края глазной впадины одного из глаз – для регистрации вертикальной составляющей движений. Контактное сопротивление на электродах (до 10 кОм), как правило, позволяет избегать артефактов от ЭЭГ и мышечной активности. Потенциалы, снимаемые между электродами в каждой паре, усиливаются и поступают на монитор, а затем записываются на магнитные носители магнитофона или ЭВМ.

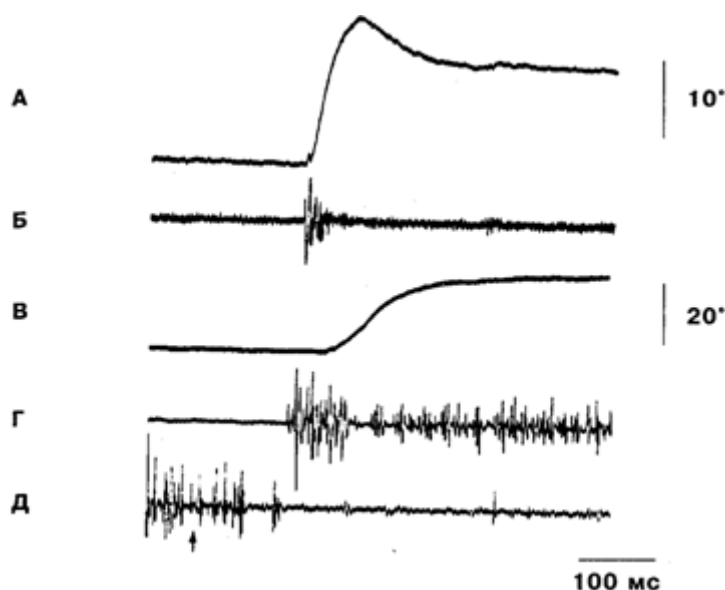


Рис. 2.6. Координированные движения глаз и головы в сторону появившегося в боковом поле зрения светового пятна:

Электромиографическая активность, зарегистрированная с левой латеральной прямой мышцы головы (В), с правой (Г) и с левой (Д) ременных мышц головы при горизонтальном повороте глаз (А) и головы (В). Калибровка времени – 100 мс; калибровка движений глаз – 10 угл. град.; калибровка движений головы – 20 угл. град. [Bizzi et. al., 1972]

Линия на ЭОГ при неподвижном взоре, направленном прямо, принимается за нулевую. При повороте глаз вправо на электроде, расположенном на височном углу правого глаза, потенциал становится более положительным по отношению к нулевой линии, а на электроде слева – отрицательным. При повороте глаз влево это соотношение потенциалов на электродах меняется. При направлении взгляда вверх на электроде, расположенном на верхнем крае глазной впадины, потенциал становится положительным по отношению к нулевой линии, а на электроде нижнего края – отрицательным. Амплитуда движений глаз в данном случае измеряется в милливольтгах, но после проведения калибровочных движений глаз, т.е. движений с одной точки на другую с известным расстоянием в угловых градусах, амплитуду можно представить в угловых градусах. Итак, по смещению

регистрируемых потенциалов горизонтальной и вертикальной составляющих можно определить направление, а по величине этих смещений – величину углового смещения оптических осей глаз.

Движения глаз, особенно вертикальные, а также моргания вызывают выраженные артефакты в ЭЭГ (см. рис. 2.4). Поэтому регистрация ЭЭГ без регистрации ЭОГ в психофизиологических экспериментах считается недопустимой ошибкой.

6. ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЯ

Электромиография – это регистрация суммарных колебаний потенциалов, возникающих как компонент процесса возбуждения в области нервномышечных соединений и мышечных волокнах при поступлении к ним импульсов от мотонейронов спинного или продолговатого мозга. В настоящее время применяются различные варианты подкожных (игольчатых) и накожных (поверхностных) электродов. Последние в силу их атравматичности и легкости наложения имеют более широкое применение.

Обычно пользуются биполярным отведением, помещая один электрод на участке кожи над серединой («двигательной точкой») мышцы, а второй – на 1–2 см дистальнее. При монополярном отведении один электрод помещают над «двигательной точкой» исследуемой мышцы, второй – над ее сухожилием или на какой-либо отдаленной точке (на мочке уха, на груди и т.д.). Требования к электродам и к их наложению такие же, как и при наложении электроэнцефалографических или электроокулографических электродов.

Во время покоя скелетная мускулатура всегда находится в состоянии легкого тонического напряжения, что проявляется на электромиограмме (ЭМГ) в виде низкоамплитудных (5–30 мкВ) колебаний частотой 100 Гц и более. Даже при локальном отведении электроактивности от расслабленной мышцы полное отсутствие колебаний потенциала в отдельной двигательной единице (мышечном волокне) отсутствует; обычно наблюдаются колебания частотой 6–10 Гц. При готовности к движению, мысленному его выполнению, при эмоциональном напряжении и других подобных случаях, т.е. в ситуациях, не сопровождающихся внешне наблюдаемыми движениями, тоническая ЭМГ возрастает как по амплитуде, так и по частоте. Например, чтение «про себя» сопровождается увеличением ЭМГ активности мышц нижней губы, причем чем сложнее или бессмысленнее текст, тем выраженнее ЭМГ. При мысленном письме у правой усиливается мышечная активность поверхностных сгибателей правой руки, выявляемых на ЭМГ [Юсевич, 1958].

Произвольное движение сопровождается определенной последовательностью активации различных мышц: амплитуда ЭМГ одних мышц увеличивается до движения, других – в процессе движения (см. рис. 2.6).

Амплитуда и частота ЭМГ прежде всего определяются количеством возбужденных двигательных единиц, а также степенью синхронизации развивающихся в каждой из них колебаний потенциала. Как было показано в специальных исследованиях, амплитуда ЭМГ нарастает градуально (см. рис. 2.5). Это, по-видимому, связано с тем, что сначала активируются обладающие большей возбудимостью двигательные единицы, а затем вместе с ними начинают активироваться и другие двигательные единицы [Kugelberg, Taverner, 1950]. Общая амплитуда ЭМГ может достигать 1–2 мВ. ЭМГ становится особенно информативной в комплексе с другими показателями (см. рис. 2.6).

7. ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КОЖИ

Электрическая активность кожи (ЭАК) связана с активностью потоотделения, однако физиологическая основа ее до конца не изучена. Из центральной нервной системы к потовым железам поступают влияния из коры больших полушарий и из глубинных структур мозга – гипоталамуса и ретикулярной формации. Именно поэтому существовавшее ранее представление о том, что потоотделение полностью контролируется волокнами симпатической нервной системы, нельзя считать верным: потовая железа – это «орган с неожиданно высокой биологической сложностью» [Хэссет, 1981]. У человека на теле имеется 2–3 млн. потовых желез, причем на ладонях и подошвах их в несколько раз больше, чем на других участках тела. Их главная функция – поддержание постоянной температуры тела – заключается в том, что выделяемый ими пот испаряется с поверхности тела и тем самым охлаждает его. Однако некоторые потовые железы активны не только при повышении температуры тела, но и при сильных эмоциональных переживаниях, стрессе и разных формах активной деятельности субъекта [Хэссет, 1981; Альдерсонс, 1985]. Эти потовые железы сосредоточены на ладонях и подошвах и в меньшей степени на лбу и подмышками. ЭАК обычно и используется как показатель такого «эмоционального» и «деятельностного» потоотделения. Ее обычно регистрируют с кончиков пальцев или с ладони биполярными неполяризующимися электродами.

Существуют два способа исследования электрической активности кожи: метод Фере, в котором используется внешний источник тока, и метод Тарханова, в котором внешний источник тока не применяется. В настоящее время считается, что существуют различия в физиологической основе показателей, измеряемых этими методами. Если раньше эти показатели ЭАК называли общим термином – кожно-гальваническая реакция, то сейчас в случае приложения внешнего тока (метод Фере) показателем считается проводимость кожи (ПрК), а показателем в методе Тарханова является электрический потенциал самой кожи (ПК). Поскольку выделение пота из потовых желез имеет циклический характер [Альдерсонс, 1985], то и записи ЭАК носят колебательный характер (рис. 2.7). Расшифровка этих колебательных процессов прямо связана с механизмами ЭАК и поэтому остается проблематичной.

Существует еще целый набор вегетативных показателей, которые получили широкое применение при изучении функционального состояния человека. К ним можно отнести показатели активности желудка, кровяное давление, изменение тонуса сосудов головы и конечностей, но особое место среди них занимают характеристики сердечного ритма (см. гл. 8).

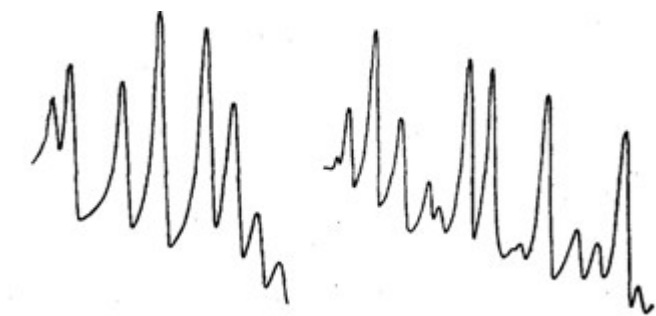


Рис. 2.7. Пример ЭАК, зарегистрированной с кожной поверхности ладони (слева) и предплечья (справа). [Альдерсонс, 1985]

Глава 3 ПЕРЕДАЧА И ПЕРЕРАБОТКА СЕНСОРНЫХ СИГНАЛОВ

Сенсорные сигналы несут в мозг внешнюю информацию, необходимую для ориентации во внешней среде и для оценки состояния самого организма. Эти сигналы возникают в воспринимающих элементах (рецепторах) и передаются в мозг через цепи нейронов и связывающих их нервных волокон сенсорной системы. Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается их многократными преобразованиями и перекодированием на всех уровнях сенсорной системы и завершается опознанием сенсорного образа. Этим процессам посвящен ряд обзорных работ [Черниговский, 1960; Физиол. сенсорн. систем, 1971, 1972, 1975; Кейдель, 1975; Сомьен, 1975; Тамар, 1976; Батуев, Куликов, 1983; Глезер, 1985; Дудел и др., 1985, Хьюбел, 1990; Физиол. зрения, 1992].

Основные функции сенсорной системы. Каждая сенсорная система выполняет ряд основных функций, или операций с сенсорными сигналами. Эти функции таковы: обнаружение сигналов, их различение, передача, преобразование и кодирование, а также детектирование признаков сенсорного образа и его опознание. Обнаружение и первичное различение сигналов обеспечивается уже рецепторами, а их детектирование и опознание – нейронами корковых уровней сенсорной системы. Передачу, преобразование и кодирование сигналов осуществляют нейроны всех уровней системы.

1. ОБНАРУЖЕНИЕ И РАЗЛИЧЕНИЕ СИГНАЛОВ

Сенсорная рецепция

Рецептором называют специализированную клетку, эволюционно приспособленную к восприятию из внешней или внутренней среды определенного раздражителя и к преобразованию его энергии из физической или химической формы в форму нервного возбуждения.

КЛАССИФИКАЦИЯ РЕЦЕПТОРОВ

Классификация рецепторов основывается, в первую очередь, на характере ощущений, возникающих у человека при их раздражении. Различают зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные рецепторы, терморецепторы, проприо- и вестибулорецепторы (рецепторы положения тела и его частей в пространстве). Обсуждается вопрос существования специальных рецепторов боли (см. гл. 4). Рецепторы разделяют, кроме того, на внешние, или экстерорецепторы, и внутренние, или интерорецепторы. К экстерорецепторам относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые и осязательные рецепторы. К интерорецепторам относятся вестибулорецепторы и проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата), а также интерорецепторы, сигнализирующие о состоянии внутренних органов [Черниговский, 1960].

По характеру контакта с внешней средой рецепторы делятся на дистантные, получающие информацию на расстоянии от источника раздражения (зрительные, слуховые и обонятельные), и контактные – возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (вкусовые и тактильные).

В зависимости от природы раздражителя, на который они оптимально настроены, рецепторы можно классифицировать следующим образом: 1) фоторецепторы; 2) механорецепторы, к которым относятся рецепторы слуховые, вестибулярные, тактильные рецепторы кожи, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы; 3) хеморецепторы, включающие рецепторы вкуса и обоняния, сосудистые и тканевые рецепторы; 4) терморецепторы (кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны) и 5) болевые (ноцицептивные) рецепторы.

ОБЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ РЕЦЕПТОРОВ

При действии стимула в рецепторе происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал (трансдукция сигнала). Этот процесс включает в себя три основных этапа: 1) взаимодействие стимула с рецепторной белковой молекулой, которая находится в мембране рецептора; 2) усиление и передачу стимула в пределах рецепторной клетки и 3) открывание находящихся в мембране рецептора ионных каналов, через которые начинает течь ионный ток, что, как правило, приводит к деполяризации клеточной мембраны рецепторной клетки (возникновению так называемого рецепторного потенциала).

Чувствительность рецепторных элементов к адекватным раздражителям, к восприятию которых они эволюционно приспособлены, предельно высока. Так, обонятельный рецептор может возбудиться при действии одиночной молекулы пахучего вещества, фоторецептор – при действии одиночного кванта света.

1.2. Сенсорные пороги

АБСОЛЮТНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Абсолютная чувствительность сенсорной системы основана на ее свойстве обнаруживать слабые, короткие или маленькие по размеру раздражители. Абсолютную чувствительность измеряют порогом той или иной реакции организма на сенсорное воздействие. Чувствительность системы и порог реакции – обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствительность, и наоборот. Порогом реакции считают ту минимальную интенсивность, длительность, энергию или площадь воздействия, которая вызывает данную реакцию. Обычно принимают за пороговую такую силу стимула, вероятность восприятия которого равна 0,5–0,75 (правильный ответ о наличии стимула от 1/2 до 3/4 случаев его воздействия). Более низкие значения интенсивности считаются подпороговыми, а более высокие – надпороговыми. Оказалось, однако, что и в подпороговом диапазоне реакция на сверхслабые раздражители возможна, но она неосознаваема (не доходит до порога ощущения; см. гл. 12). Такие подпороговые, или субсенсорные реакции впервые были описаны Г.В. Гершуни, который обнаружил их у людей, контуженных на войне. Если снизить интенсивность света настолько, что человек уже не может сказать, видел ли он вспышку или нет, то от его руки можно зарегистрировать неощущаемую кожно-гальваническую реакцию на данный сигнал. На такой процедуре основано действие «детектора лжи».

Сказанное означает, что сенсорный порог – понятие конвенциональное, т.е. зависит от его точного определения, или соглашения (конвенции) между людьми. Всегда должно быть точно условлено, по какой именно реакции измеряется порог, какая величина этой реакции или вероятность ее появления будут считаться пороговыми. Это означает, что должны быть четко определены критерии порога. Очевидно, что у одного и того же

человека может быть измерено много отличающихся друг от друга абсолютных порогов сенсорной чувствительности для одного и того же органа чувств в зависимости от того, какая реакция и какой критерий этой реакции избраны для оценки. Таким образом, тот или иной порог – одна из условных точек континуума стимулов, или «сенсорного ряда».

В любой сенсорной системе, как и в технических средствах связи, существуют так называемые «шумы». Шумом можно считать любое событие в сенсорной системе, не связанное непосредственно с передачей и переработкой данного сенсорного сообщения, но влияющее на него. В качестве примера сенсорного шума можно привести «темновой свет» сетчатки глаза. Он возникает без какой бы то ни было стимуляции в результате спонтанного теплового распада молекул фотопигмента в рецепторах сетчатки. Ясно, что такие шумы мешают обнаруживать, передавать и анализировать сенсорные сигналы. Накладываясь на сигналы, шумы их искажают. Кроме того, возникает опасность так называемых «ложных тревог» или, наоборот, пропуска стимула. В первом из этих случаев человек сообщает о наличии сигнала, принимая за него тот или иной шумовой эффект. Во втором случае он не замечает реального сигнала, замаскированного шумом. В результате этого порог реакции повышается.

Теория обнаружения «зашумленных» сигналов в применении к восприятию человека предложена В. Таннером и Дж. Светсом [Tanner, Swets, 1954]. Они считали, что обнаружение сенсорного сигнала зависит как от дисперсии (ширины распределения) величины шумового эффекта и флуктуирующего полезного сигнала, а также степени перекрытия этих распределений, так и от критерия принятия решения, связанного с личностью испытуемого (осторожность или решительность, установка, уровень и концентрация внимания) (*СНОСКА: Роль избирательного внимания для обнаружения слабых и зашумленных сенсорных сигналов прекрасно иллюстрируется известным «эффектом вечеринки с коктейлем» (cocktail party effect). Заинтересованный слушатель иногда может разобрать разговор людей, отделенных от него толпой громко разговаривающих участников вечеринки. Выделить подобный разговор с помощью приборов пока невозможно, а нейрофизиологические механизмы этого эффекта неясны.* и т.п.). Особенно сильно влияние шума на обнаружение слабых сигналов: они то воспринимаются, то не воспринимаются при повторных тестах. Поэтому порог реакции становится вероятностным понятием. Это означает, что при одиночном тестировании его нельзя определить: необходимо оценить вероятность появления реакции в серии предъявлений стимула (обычно не меньше 10 идентичных стимулов). Если оказалось, что вероятность ответа на этот стимул больше порогового критерия (например, она равна 0,75, т.е. правильные ответы получены в 3/4 случаев предъявления стимула), то интенсивность стимула снижают и серию предъявлений повторяют. Так делают до тех пор, пока вероятность реакции не снизится заведомо ниже порогового критерия. Наиболее точное определение порога возможно по кривой зависимости величины или вероятности реакции от интенсивности стимула (рис. 3.1). На этом рисунке показано, что эта кривая имеет в типичном случае «S-образную форму и по ней можно точно установить значение сенсорного порога, используя тот или иной, заранее оговоренный, критерий.

Вероятность правильного ответа

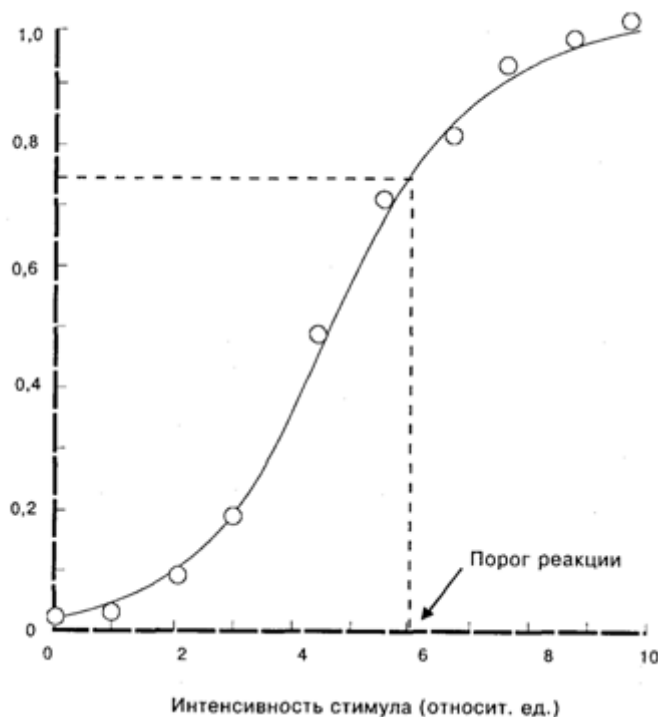


Рис. 3.1. Определение абсолютного порога реакции по зависимости вероятности правильного ответа о наличии сигнала, т.е. его обнаружения, от силы раздражителя (психометрическая функция). В качестве критерия порога здесь выбрана вероятность правильного ответа, равная 0,75

На обнаружение сигнала существенное влияние оказывают процессы пространственной и временной суммации. Они сводятся к способности сенсорной системы накапливать энергию сигнала, распределенную по некоторой зоне в пространстве рецепторов или во времени. Так, увеличение до определенного предела размера сенсорного стимула или его длительности снижает порог. Этот предел называют критическим размером, или же критической длительностью стимула.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Дифференциальная сенсорная чувствительность основана на способности сенсорной системы к различению сигналов. Важная характеристика каждой сенсорной системы – способность замечать различия в свойствах одновременно или последовательно действующих раздражителей. Различение начинается в рецепторах, но в нем участвуют нейроны всех отделов сенсорной системы. Оно характеризует то минимальное различие между стимулами, которое человек может заметить (дифференциальный или разностный порог).

Порог различения интенсивности раздражителя практически всегда выше ранее действовавшего раздражения на определенную долю (закон Вебера). Так, усиление давления на кожу руки ощущается, если увеличить груз на 3% (к гирьке весом в 100 г надо добавить 3 г, а к гирьке весом в 200 г надо добавить 6г). Эта зависимость выражается следующей формулой: $dI/I = \text{const.}$, где I – сила раздражения, dI – ее едва ощущаемый прирост (порог различения), const. – постоянная величина (константа). Аналогичные соотношения получены для зрения, слуха и других органов чувств человека.

Зависимость силы ощущения от силы раздражения (закон Вебера–Фехнера) выражается следующей формулой: $E = a \log I + b$, где E – величина ощущения, I – сила раздражения, a и b – константы, различные для разных модальностей стимулов. Эта формула показывает, что ощущение усиливается пропорционально логарифму интенсивности раздражения. Кроме того, современная психофизиология для оценки силы ощущения использует также методы сенсорного шкалирования, т.е. субъективной оценки человеком силы своего ощущения путем его сравнения с ранее созданным эталоном или набором таких эталонов. Отношение между ощущением и стимулом в этом случае выражается степенной функцией (закон Стивенса), Сравнение логарифмической функции закона Вебера – Фехнера и степенной функции закона Стивенса показало, что в основной, рабочей части диапазона интенсивностей эти функции дают количественно близкие оценки.

Ранее говорилось о различении силы раздражителей.

Пространственное различение сигналов основано на характере распределения возбуждения в слое рецепторов и в нейронных слоях сенсорной системы. Так, если два раздражителя возбудили два соседних рецептора, то их различение невозможно: они сольются и будут восприняты как единое целое. Необходимо, чтобы между двумя возбужденными рецепторами находился хотя бы один невозбужденный.

Временное различение двух раздражений возможно, если вызванные ими нервные процессы не сливаются во времени, а сигнал, вызванный вторым стимулом, не попадает в рефракторный период от предыдущего раздражения. Нейрофизиологической основой временного разрешения являются так называемые циклы возбудимости, или циклы восстановления ответов. О них судят по величине ответа на второй из двух последовательно предъявленных стимулов. При коротких интервалах между стимулами ответа на второй из них может не быть вообще (абсолютный рефракторный период). У человека по поведенческим реакциям этот период может длиться от нескольких десятков до 100 и более миллисекунд. При больших интервалах ответ на второй стимул появляется, но величина его меньше, чем на одиночный стимул (относительная рефрактерность). И, наконец, при еще больших интервалах восстановление второго ответа заканчивается, и он сравнивается с ответом на одиночное раздражение.

На временном взаимодействии между последовательными раздражителями основана так называемая «сенсорная маскировка». Она лежит в основе многих сенсорных эффектов и широко используется в психофизиологических экспериментах. Сама маскировка прямо связана с попаданием одного из стимулов в рефракторную фазу цикла возбудимости после первого раздражения. Различают прямую маскировку, при которой тормозится ответ на второй стимул, и обратную маскировку, при которой второй стимул как бы прерывает или мешает обработке информации о первом сигнале. Эффективность как прямой, так и обратной маскировки тем больше, чем короче интервал между стимулом и «маской», а также чем более сходны эти два сигнала по своим свойствам. В качестве «маски» часто используют стимул, состоящий либо из шума, либо из набора хаотично распределенных элементов основного раздражителя.

2. ПЕРЕДАЧА И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СИГНАЛОВ

Процессы передачи и преобразования сигналов обеспечивают поступление в высшие сенсорные центры наиболее важной (существенной) информации о сенсорном событии в такой форме, которая удобна для надежного и быстрого анализа. Что следует считать существенной информацией? В разных условиях и ситуациях это понятие может меняться. Однако имеется некоторое общее свойство, которое универсально отличает

существенную информацию от несущественной. Это – степень ее новизны. Ясно, что новые события при прочих равных условиях информационно важнее для организма, чем привычные. Поэтому эволюционно было выработано свойство прежде всего и быстрее всего передавать в мозг и перерабатывать информацию об изменениях в сенсорной среде. Эти изменения могут быть как временными, так и пространственными.

Среди пространственных преобразований выделяют изменение представительства размера или соотношения разных частей сигнала. Так, в соматосенсорной и зрительной системах на корковом уровне значительно искажаются геометрические пропорции представительства отдельных частей тела или частей поля зрения. В зрительной коре резко расширено представительство информационно наиболее важной центральной ямки сетчатки, ответственной за детальное «поточечное» описание изображения при относительном сжатии проекции периферии поля зрения («циклопический глаз»). В соматосенсорной коре также преимущественно представлены наиболее важные для тонкого различения и организации поведения зоны тела – кожа пальцев рук и лица («сенсорный гомункулюс»; см. гл. 4). Различные проекционные корковые зоны, например зрительной системы (а их насчитывают несколько десятков), отличаются характером ретинотопии, т.е. представительства разных частей сетчатки. Так, имеются зоны, в которых представлен только центр сетчатки, или, наоборот, только ее периферия. Это связано со специфическим участием каждой из зон в зрительном восприятии: обслуживанием преимущественно предметного зрения или обработкой информации о движениях стимулов в поле зрения.

Для временных преобразований информации во всех сенсорных системах типично сжатие, или временная компрессия сигналов: переход от длительной (тонической) импульсации нейронов на нижних уровнях системы к коротким (фазическим) пачечным разрядам нейронов высоких уровней.

Ограничение избыточности информации. Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро насытить все информационные резервы мозга. Примерно то же самое, пусть несколько медленнее, могло бы происходить при работе и других сенсорных систем. Огромная избыточность первичных сенсорных сообщений, идущих от рецепторов, ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах. Менее важно во внешней среде то, что неизменно либо изменяется медленно во времени и в пространстве (см. ранее). Например, на сетчатку глаза или на кожу длительно действует неизменный стимул большого размера. Для того чтобы постоянно не передавать в мозг информацию от всех возбужденных рецепторов, сенсорная система пропускает в мозг сигналы только о начале, а затем об окончании раздражения, причем до коры доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области.

3. КОДИРОВАНИЕ ИНФОРМАЦИИ

Кодированием называют совершаемое по определенным правилам преобразование информации в условную форму – код. В сенсорной системе сигналы кодируются двоичным кодом, т.е. наличием или отсутствием электрического импульса в тот или иной момент времени [Сомьен, 1975]. Такой способ кодирования крайне прост и устойчив к помехам. Информация о раздражении и его параметрах передается в виде отдельных импульсов, а также групп, или «пачек» импульсов. Амплитуда, длительность и форма каждого импульса одинаковы, но количество импульсов в пачке, частота их следования, длительность пачек и интервалов между ними, а также временной «рисунок» (pattern) пачки различны и зависят от характеристик стимула. Сенсорная информация кодируется

также числом одновременно возбужденных нейронов и их расположением в нейронном слое.

Особенности кодирования в сенсорных системах. В отличие от телефонных или телевизионных кодов, которые декодируются восстановлением первоначального сообщения в исходном виде, в сенсорной системе подобного декодирования не происходит. Еще одна важная особенность нервного кодирования – множественность и перекрытие кодов. Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: частота и число импульсов в пачке, число возбужденных нейронов и их локализация в слое.

В коре мозга сигналы кодируются также последовательностью включения параллельно работающих нейронных каналов, синхронностью ритмических импульсных разрядов возбужденных нейронов, изменением их числа. В коре одним из основных используемых способов становится позиционное кодирование. Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы нейронов, расположенных в определенном месте нейронного слоя. Например, возбуждение небольшой локальной группы нейронов зрительной коры означает, что в определенной части поля зрения появилась световая полоска определенного размера и ориентации. Возбуждение определенных нейронов височной коры сигнализирует о появлении в поле зрения знакомого лица. Для периферических отделов сенсорной системы типично временное кодирование признаков раздражителя, а на высших уровнях происходит переход к преимущественно пространственному (в основном позиционному) коду.

4. ДЕТЕКТИРОВАНИЕ СИГНАЛОВ

Детектированием называют избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Осуществляют такой анализ нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные свойства стимула. Так, типичный нейрон зрительной коры отвечает разрядом лишь на один из наклонов (ориентацию) световой полоски, расположенной в определенной части поля зрения [Хьюбел, 1990]. При других наклонах той же полоски ответят другие нейроны. Такие нейроны называют детекторами первого порядка, так как они выделяют наиболее простые признаки сигнала. В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы высших порядков, ответственные за выделение сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лиц, найденные в нижневисочной коре обезьян (предсказанные много лет назад Ю. Конорским, они были названы «детекторами моей бабушки»). Многие детекторы формируются в раннем онтогенезе под влиянием внешней среды, а у части из них детекторные свойства заданы генетически.

5. ОПОЗНАНИЕ ОБРАЗОВ

Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т.е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его со множеством образов, хранящихся в памяти. Оpozнание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т.е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах

чувствуем. Нейрофизиологические механизмы опознания сенсорных образов исследованы пока недостаточно.

Опознание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Мы надежно опознаем, например, предметы при различной их освещенности, окраске, размере, ракурсе, ориентации и положении в поле зрения. Это означает, что сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный к этим изменениям) сенсорный образ.

При опознании сенсорных образов возможны ошибки. Особую группу таких ошибок составляют так называемые «сенсорные иллюзии». Они основаны на некоторых побочных эффектах взаимодействия нейронов, участвующих в обработке сигналов, и приводят к искаженной оценке образа в целом или отдельных его характеристик (размер, соотношение частей и т.п.). Пример иллюзии последнего типа представлен на рис. 3.2.

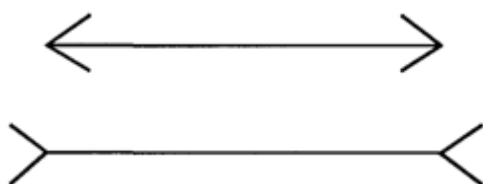


Рис. 3.2. Пример одной из простейших зрительных иллюзий: длина горизонтальных отрезков на верхней и нижней фигурах кажется различной, хотя на самом деле они равны

6. АДАПТАЦИЯ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Сенсорная система обладает способностью приспосабливать свои свойства к условиям среды и потребностям организма. Сенсорная адаптация – это общее свойство сенсорных систем, заключающееся в приспособлении к длительно действующему (фоновому) раздражителю. Существует общая, или глобальная, и локальная, или селективная адаптация. Общая, или глобальная, адаптация проявляется в снижении абсолютной и повышении дифференциальной чувствительности всей сенсорной системы. Субъективно адаптация проявляется в привыкании к действию постоянного раздражителя (например, мы не замечаем непрерывного давления на кожу привычной одежды). Локальная, или селективная, адаптация сводится к снижению чувствительности не всей сенсорной системы, а какой-либо ее части, подвергнутой длительному действию стимула. Так, порог реакции оказывается избирательно повышен для изображения решетки с определенной пространственной частотой (определенным периодом чередования черно-белых полос). Пороги реакций на соседние пространственные частоты при этом не изменяются [Глезер, 1985]. Локальная адаптация часто используется в психофизиологических работах для выявления так называемых «сенсорных каналов», ответственных за обработку сведений о том или ином признаке сигнала.

Адаптационные процессы начинаются на уровне рецепторов, охватывая и все нейронные уровни сенсорной системы. Заметная адаптация не развивается только в вестибулопроприорецепторах. По скорости данного процесса все рецепторы делятся на быстро и медленно адаптирующиеся. Первые после развития адаптации практически вообще не сообщают в мозг о действующем раздражении, у вторых эта информация передается, хотя и в значительно ослабленном виде. Когда действие постоянного раздражителя прекращается, абсолютная чувствительность сенсорной системы восстанавливается. Так, в темноте абсолютная чувствительность зрения резко повышается.

В сенсорной адаптации важную роль играет эфферентная регуляция свойств сенсорной системы. Она осуществляется за счет нисходящих влияний со стороны более высоких на более низкие ее отделы. Происходит как бы перенастройка свойств нейронов на оптимальное восприятие внешних сигналов в изменившихся условиях. Кроме того, состояние разных уровней сенсорной системы контролируется также ретикулярной формацией, включающей их в единую систему, интегрированную с другими отделами мозга и организма в целом. Эфферентные влияния в сенсорных системах чаще всего имеют тормозный характер, т.е. приводят к уменьшению их чувствительности и ограничивают поток афферентных сигналов.

Общее количество эфферентных нервных волокон, приходящих к элементам какого-либо нервного слоя, как правило, во много раз меньше количества его собственных нейронов. Это определяет важную особенность эфферентного контроля в сенсорных системах: его широкий и диффузный характер. Речь идет об общем снижении чувствительности значительной части нейронного слоя.

7. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Взаимодействие сенсорных систем осуществляется на спинальном, ретикулярном, таламическом и корковом уровне. Особенно широка интеграция сигналов в ретикулярной формации. В коре мозга происходит интеграция сигналов высшего порядка. В результате множественных связей с другими сенсорными и неспецифическими системами многие корковые нейроны приобретают способность отвечать на сложные комбинации сигналов разной модальности. В особенности это свойственно нервным клеткам ассоциативных областей коры больших полушарий, которые обладают высокой пластичностью, что обеспечивает перестройку их свойств в процессе непрерывного обучения опознанию новых раздражителей. Межсенсорное (кросс-модальное) взаимодействие на корковом уровне создает условия для формирования «схемы мира» (или «карты мира») и непрерывной увязки, координации с ней собственной «схемы тела» данного организма.

8. МЕХАНИЗМЫ ПЕРЕРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ В СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЕ

Переработка информации в сенсорной системе осуществляется с помощью процессов возбудительного и тормозного межнейронного взаимодействия. Это взаимодействие осуществляется по горизонтали, т.е. в пределах одного нейронного слоя, и по вертикали, т.е. между нейронами соседних слоев. Возбудительное взаимодействие по вертикали заключается в том, что аксон каждого нейрона, приходя в вышележащий слой, контактирует с несколькими нейронами, каждый из которых получает сигналы от нескольких клеток предыдущего слоя. В результате подобного взаимодействия формируются так называемые рецептивные и проекционные поля сенсорных нейронов, играющие ключевую роль в переработке сенсорных сигналов.

Совокупность рецепторов, сигналы с которых поступают на данный нейрон, называют его рецептивным полем. В пределах рецептивного поля происходит пространственная суммация, т.е. ответ нейрона увеличивается, а порог его реакции снижается при увеличении площади светового пятна или участка стимулируемой кожной поверхности. Проекционным полем сенсорного нейрона называют совокупность нейронов более высокого слоя, которые получают его сигналы. Наличие у нейронов проекционных полей обеспечивает сенсорной системе высокую устойчивость к повреждающим воздействиям и способность к восстановлению функций, нарушенных патологическим процессом.

Связано это с тем, что локальное возбуждение рецепторной поверхности потенциально может возбудить довольно обширную группу нейронов верхнего слоя или слоев системы. Это увеличивает вероятность восприятия такого раздражения, хотя и связано с «дефокусировкой» (размыванием его центрального отображения). Вмешательство торможения, ограничивающего зону возбуждения, обычно автоматически осуществляет «фокусировку» этой зоны.

Рецептивные поля соседних нейронов частично перекрываются (рис. 3.3). В результате такой организации связей в сенсорной системе образуется так называемая «нервная сеть». Благодаря ей повышается чувствительность системы к слабым сигналам, а также обеспечивается высокая приспособляемость к меняющимся условиям путем адаптивных переключений связей и обучения.

Горизонтальная переработка сенсорной информации имеет, в основном, тормозный характер и основана на том, что обычно каждый возбужденный сенсорный нейрон активирует тормозный интернейрон. Интернейрон, в свою очередь, подавляет импульсацию как самого возбудившего его элемента (последовательное, или возвратное, торможение), так и соседей по слою (боковое, или латеральное, торможение).

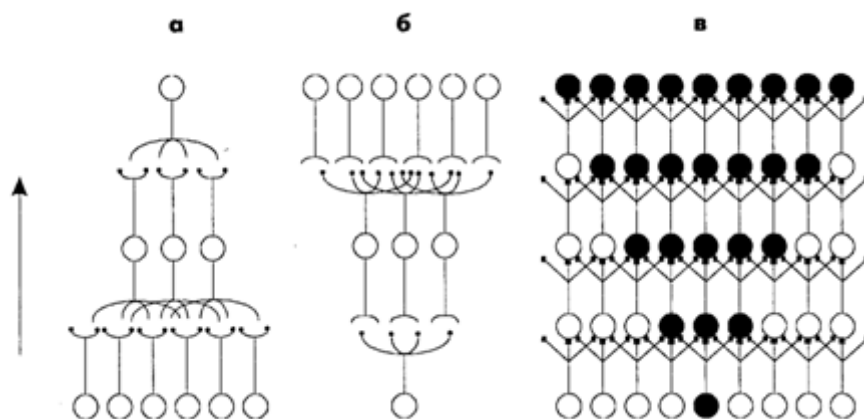


Рис. 3.3. Схема рецептивного (а) и проекционного (б) полей сенсорного нейрона и нервной сети (в). Направление потока импульсов показано стрелкой. Показаны только возбуждательные межнейронные связи. Возбужденные нейроны в последовательных слоях (1–5) сети (в) зачернены

Сила этого торможения тем больше, чем сильнее возбужден первый элемент и чем ближе к нему соседняя клетка (рис. 3.4). Латеральное торможение впервые было описано Г. Хартлайном в сложном глазу морского ракообразного мечехвоста. Это один из ведущих механизмов, осуществляющих большую часть операций по снижению избыточности и выделению наиболее существенных сведений о раздражителе.

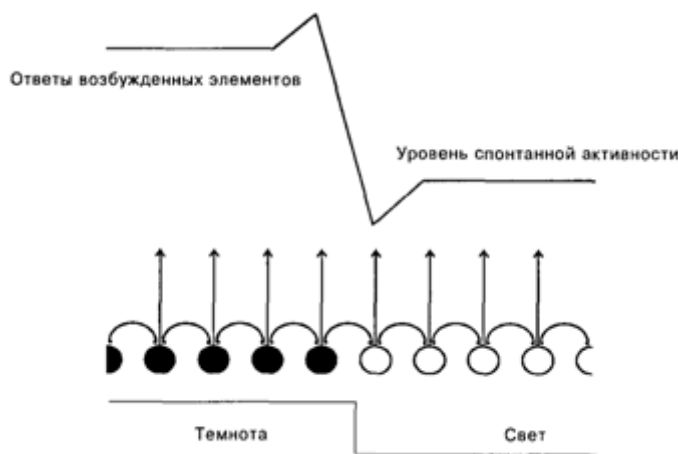


Рис. 3.4. Схема бокового или латерального торможения (по Хартлайну). Зачерненными кружками изображены возбужденные светом элементы. Дугами над нейронами показаны взаимные тормозные связи. Видно, что элемент, расположенный на границе освещенной области, возбужден сильнее своих соседей слева, так как он не тормозится справа. В то же время первый невозбужденный элемент, расположенный на границе неосвещенной области, заторможен со стороны своего левого возбужденного соседа сильнее, чем остальные неактивированные светом элементы

Глава 4 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ ПРОЦЕССОВ

1. ОБЩИЕ СВОЙСТВА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Сенсорной системой называют часть нервной системы, воспринимающую внешнюю для мозга информацию, передающую ее в мозг и анализирующую ее. Сенсорная система состоит из воспринимающих элементов – рецепторов, нервных путей, передающих информацию от рецепторов в мозг, и тех частей мозга, которые заняты переработкой и анализом этой информации. Таким образом, работа любой сенсорной системы сводится к реакции рецепторов на действие внешней для мозга физической или химической энергии, трансформации ее в нервные сигналы, передаче их в мозг через цепи нейронов и анализу этой информации.

Процесс передачи сенсорных сигналов (их часто называют сенсорными сообщениями) сопровождается их многократными преобразованиями и перекодированием на всех уровнях сенсорной системы и завершается опознанием сенсорного образа [Глезер, 1985]. Сенсорная информация, поступающая в мозг, используется для организации простых и сложных рефлекторных актов, а также для формирования психической деятельности. Поступление в мозг сенсорной информации может сопровождаться осознанием наличия стимула (ощущением раздражителя). Так бывает не всегда: часто стимулы остаются неосознанными (подпороговыми для ощущения; см. гл. 11, 12). Понимание ощущения, способность обозначить его словами, называют восприятием. Пока крайне мало надежных сведений о нейрофизиологических механизмах и алгоритмах высших этапов переработки сенсорной информации, приводящих к возникновению восприятия. Доступная литература по этим проблемам содержится в ряде обзоров [Черниговский, 1960; Физиол. сенсорн. систем, 1971, 1972, 1975; Кейдель, 1975; Сомьен, 1975; Тамар, 1976; Батуев, Куликов, 1983; Глезер, 1985; Дудел и др., 1985; Хьюбел, 1990; Физиол. зрения, 1992].

1.1. Методы исследования сенсорных систем

Функции сенсорных систем исследуют в электрофизиологических, нейрохимических и поведенческих опытах на животных, проводят психофизиологический анализ восприятия у здорового и больного человека, а также с помощью ряда современных методов картируют мозг при разных сенсорных нагрузках. Кроме того, сенсорные функции также моделируют и протезируют.

Общие принципы организации сенсорных систем

Все сенсорные системы человека организованы по некоторым общим принципам. Важнейшие из них следующие: многослойность, многоканальность, наличие так называемых «сенсорных воронок», а также дифференциация систем по вертикали и по горизонтали.

Многослойность сводится к наличию в каждой системе нескольких слоев нейронов, первый из которых связан с рецепторами, а последний – с нейронами моторных областей коры мозга. Это свойство дает возможность специализировать слои на переработке разных видов сенсорной информации, что позволяет быстро реагировать на простые сигналы, анализируемые уже на низких уровнях. Кроме того, создаются также условия для избирательного регулирования свойств нейронных слоев путем нисходящих влияний из других отделов мозга.

Многоканальность сенсорной системы заключается в том, что в каждом нейронном слое имеется множество (от десятков тысяч до миллионов) нервных клеток, связанных нервными волокнами со множеством клеток следующего слоя. Наличие множества таких параллельных каналов обработки и передачи сенсорной информации обеспечивает сенсорной системе большую тонкость анализа сигналов (высокое «разрешение» сенсорных сигналов) и значительную надежность.

Разное количество элементов в соседних нейронных слоях формирует так называемые «сенсорные воронки». Так, в сетчатке каждого глаза у человека насчитывается 130 млн. фоторецепторов, а в слое выходных (ганглиозных) клеток сетчатки нейронов в 100 раз меньше (суживающаяся воронка). На следующих уровнях зрительной системы формируется расширяющаяся воронка: количество нейронов в первичной проекционной области зрительной коры мозга в тысячи раз больше, чем на выходе из сетчатки. В слуховой и в ряде других сенсорных систем от рецепторов к коре представлена только расширяющаяся воронка. Физиологический смысл суживающейся воронки связан с уменьшением избыточности информации, а расширяющейся – с обеспечением параллельного анализа разных признаков сигнала.

Дифференциация сенсорной системы по вертикали заключается в образовании отделов, каждый из которых состоит, как правило, из нескольких нейронных слоев. Таким образом, отдел сенсорной системы – более крупное образование, чем слой нейронов. Каждый отдел (например, обонятельные луковицы или кохлеарные ядра слуховой системы) имеет определенную функцию.

Дифференциация сенсорной системы по горизонтали определяется различиями в свойствах рецепторов, нейронов и связей между ними в пределах каждого из слоев. Так, в зрении работают два параллельных нейронных канала, идущих от фоторецепторов к коре и по-разному перерабатывающих информацию от центра и от периферии сетчатки (так называемые «парвоцеллюлярный» и «магноцеллюлярный» каналы, или Х- и Y-системы).

2. ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Зрение – один из важнейших органов чувств человека. Оно эволюционно приспособлено к восприятию узкой части диапазона электромагнитных излучений (видимый свет). Зрительная система дает мозгу более 90% сенсорной информации. Зрение – это многозвеньевой процесс, начинающийся с проекции изображения на сетчатую оболочку глаза. Затем происходит возбуждение фоторецепторов, передача и преобразование зрительной информации в нейронных слоях зрительной системы, а заканчивается зрительное восприятие принятием высшими корковыми отделами зрительной системы решения о зрительном образе [Черниговский, 1960; Физиол. сенсорн. систем, 1971, 1972, 1975; Кейдель, 1975; Сомьен, 1975; Батуев, Куликов, 1983; Глезер, 1985; Дудел и др., 1985; Хьюбел, 1990; Физиол. зрения, 1992].

2.1. Строение и функции оптического аппарата глаза

Глазное яблоко имеет шарообразную форму, что облегчает его повороты для наведения на рассматриваемый объект и обеспечивает хорошую фокусировку изображения на всей светочувствительной оболочке глаза – сетчатке. На пути к сетчатке лучи света проходят через несколько прозрачных сред – роговицу, хрусталик и стекловидное тело. Определенная кривизна и показатель преломления роговицы и в меньшей мере хрусталика определяют преломление световых лучей внутри глаза. На сетчатке получается изображение, резко уменьшенное и перевернутое вверх ногами и справа налево (рис. 4.1 а). Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (D). Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила здорового глаза составляет $59 D$ при рассматривании далеких и $70, 5 D$ при рассматривании близких предметов.

2.2. Аккомодация

Аккомодацией называют приспособление глаза к ясному видению объектов, расположенных на разном расстоянии (подобно фокусировке в фотографии). Для ясного видения объекта необходимо, чтобы его изображение было сфокусировано на сетчатке (рис. 4.1 б). Главную роль в аккомодации играет изменение кривизны хрусталика, т.е. его преломляющей способности. При рассматривании близких предметов хрусталик становится более выпуклым. Механизмом аккомодации является сокращение мышц, изменяющих выпуклость хрусталика.

2.3. Аномалии рефракции глаза

Две главные аномалии рефракции глаза – близорукость (миопия) и дальнозоркость (гиперметропия). Эти аномалии обусловлены не недостаточностью преломляющих сред глаза, а изменением длины глазного яблока (рис. 4.1 в, г). Если продольная ось глаза слишком длинна (рис. 4.1 в), то лучи от далекого объекта сфокусируются не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. Такой глаз называется близоруким. Чтобы ясно видеть вдаль, близорукий должен поместить перед глазами вогнутые стекла, которые отодвинут сфокусированное изображение на сетчатку (рис. 4.1 д). В отличие от этого, в дальнозорком глазу (рис. 4.1 г) продольная ось укорочена, и поэтому лучи от далекого объекта фокусируются за сетчаткой. Этот недостаток может быть компенсирован увеличением выпуклости хрусталика. Однако при рассматривании близких объектов аккомодационные усилия дальнозорких людей недостаточны. Именно поэтому для чтения

они должны надевать очки с двояковыпуклыми линзами, усиливающими преломление света (рис. 4.1 е).

2.4. Зрачок и зрачковый рефлекс

Зрачок – это отверстие в центре радужной оболочки, через которое свет проходит в глаз. Он повышает четкость изображения на сетчатке, увеличивая глубину резкости глаза и устраняя сферическую aberrацию. Расширившийся при затемнении зрачок на свету быстро сужается («зрачковый рефлекс»), что регулирует поток света, попадающий в глаз. Так, на ярком свету зрачок имеет диаметр 1,8 мм, при средней дневной освещенности он расширяется до 2,4 мм, а в темноте – до 7,5 мм. Это ухудшает качество изображения на сетчатке, но увеличивает абсолютную чувствительность зрения. Реакция зрачка на изменение освещенности имеет адаптивный характер, так как стабилизирует освещенность сетчатки в небольшом диапазоне. У здоровых людей зрачки обоих глаз имеют одинаковый диаметр. При освещении одного глаза зрачок другого тоже суживается; подобная реакция называется содружественной.

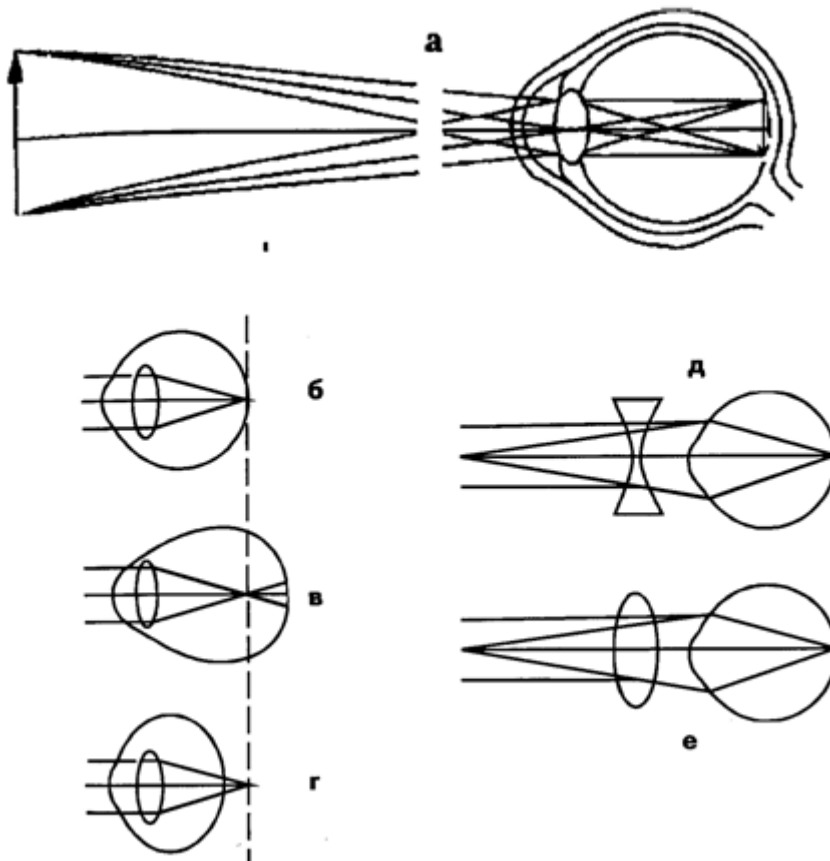


Рис. 4.1. Ход лучей от объекта и построение изображения на сетчатке глаза (а). Схема рефракции в нормальном (б), близоруком (в) и дальнозорком (г) глазу. Оптическая коррекция близорукости (д) и дальнозоркости (е)

2.5. Структура и функции сетчатки

Сетчатка – это внутренняя светочувствительная оболочка глаза. Она имеет сложную многослойную структуру (рис. 4.2). Здесь расположены два вида фоторецепторов (палочки и колбочки) и несколько видов нервных клеток. Возбуждение фоторецепторов активирует первую нервную клетку сетчатки – биполярный нейрон. Возбуждение

биполярных нейронов активирует ганглиозные клетки сетчатки, передающие свои импульсы в подкорковые зрительные центры. В процессах передачи и переработки информации в сетчатке участвуют также горизонтальные и амакриновые клетки. Все перечисленные нейроны сетчатки с их отростками образуют нервный аппарат глаза, который участвует в анализе и переработке зрительной информации. Именно поэтому сетчатку называют частью мозга, вынесенной на периферию.

2.6. Структура и функции слоев сетчатки

Клетки пигментного эпителия образуют наружный, наиболее далекий от света, слой сетчатки. Они содержат меланосомы, придающие им черный цвет. Пигмент поглощает излишний свет, препятствуя его отражению и рассеиванию, что способствует четкости изображения на сетчатке. Пигментный эпителий играет решающую роль в регенерации зрительного пурпура фоторецепторов после его обесцвечивания, в постоянном обновлении наружных сегментов зрительных клеток, в защите рецепторов от светового повреждения, а также в переносе к ним кислорода и питательных веществ.

Фоторецепторы. К слою пигментного эпителия изнутри примыкает слой зрительных рецепторов: палочек и колбочек. В каждой сетчатке человека находится 6–7 млн. колбочек и 110–125 млн. палочек. Они распределены в сетчатке неравномерно. Центральная ямка сетчатки – фовеа (fovea centralis) содержит только колбочки. По направлению к периферии сетчатки количество колбочек уменьшается, а количество палочек увеличивается, так что на дальней периферии имеются только палочки. Колбочки функционируют в условиях больших освещенностей, они обеспечивают дневное и цветовое зрение; более светочувствительные палочки ответственны за сумеречное зрение.

Цвет воспринимается лучше всего при действии света на центральную ямку сетчатки, в которой расположены почти исключительно колбочки. Здесь же и наибольшая острота зрения. По мере удаления от центра сетчатки восприятие цвета и пространственное разрешение постепенно уменьшается. Периферия сетчатки, на которой находятся исключительно палочки, не воспринимает цвета. Зато световая чувствительность колбочкового аппарата сетчатки во много раз меньше, чем у палочкового. Поэтому в сумерках из-за резкого понижения колбочкового зрения и преобладания периферического палочкового зрения мы не различаем цвет («ночью все кошки серы»).

Зрительные пигменты. В палочках сетчатки человека содержится пигмент родопсин, или зрительный пурпур, максимум спектра поглощения которого находится в области 500 нанометров (нм). В наружных сегментах трех типов колбочек (синие-, зеленой красночувствительных) содержатся три типа зрительных пигментов, максимумы спектров поглощения которых находятся в синей (420 нм), зеленой (531 нм) и красной (558 нм) областях спектра. Красный колбочковый пигмент получил название йодопсин. Молекула зрительного пигмента состоит из белковой части (опсина) и хромофорной части (ретиная, или альдегид витамина «А»). Источником ретиналя в организме служат каротиноиды; при их недостатке нарушается сумеречное зрение («куриная слепота»).

2.7. Нейроны сетчатки

Фоторецепторы сетчатки синаптически связаны с биполярными нервными клетками (см. рис. 4.2). При действии света уменьшается выделение медиатора из фоторецептора, что гиперполяризует мембрану биполярной клетки. От нее нервный сигнал передается на ганглиозные клетки, аксоны которых являются волокнами зрительного нерва.

На 130 млн. фоторецепторных клеток приходится только 1 млн. 250 тыс. ганглиозных клеток сетчатки. Это значит, что импульсы от многих фоторецепторов сходятся (конвергируют) через биполярные нейроны к одной ганглиозной клетке. Фоторецепторы, соединенные с одной ганглиозной клеткой, образуют ее рецептивное поле [Хьюбел, 1990; Физиол. зрения, 1992]. Таким образом, каждая ганглиозная клетка суммирует возбуждение, возникающее в большом количестве фоторецепторов. Это повышает световую чувствительность сетчатки, но ухудшает ее пространственное разрешение. Лишь в центре сетчатки (в районе центральной ямки) каждая колбочка соединена с одной биполярной клеткой, а та, в свою очередь, соединена с одной ганглиозной клеткой. Это обеспечивает высокое пространственное разрешение центра сетчатки, но резко уменьшает его световую чувствительность.

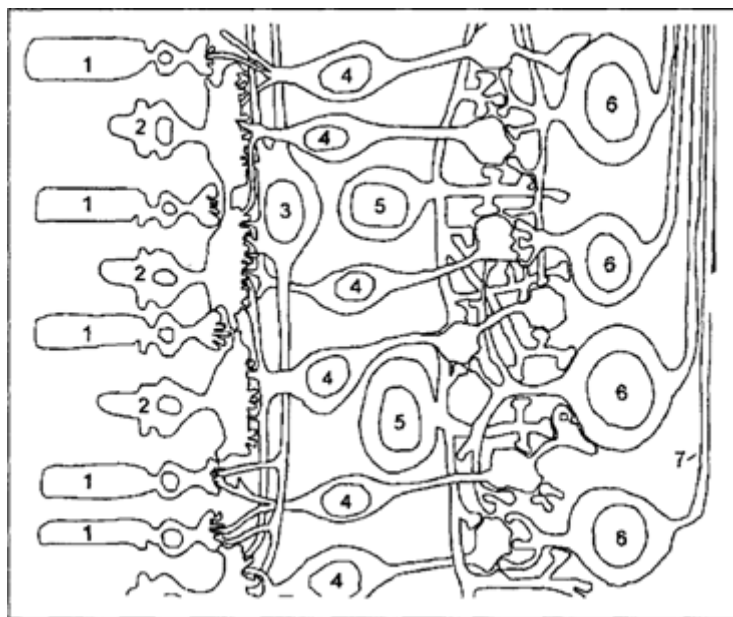


Рис. 4.2. Схема строения сетчатки глаза:

1 – палочки; 2 – колбочки; 3 – горизонтальная клетка; 4 – биполярные клетки;

5 – амакриновые клетки; 6 – ганглиозные клетки; 7 – волокно зрительного нерва

Взаимодействие соседних нейронов сетчатки обеспечивается горизонтальными и амакриновыми клетками, через отростки которых распространяются сигналы, меняющие синаптическую передачу между фоторецепторами и биполярами (горизонтальные клетки) и между биполярами и ганглиозными клетками (амакрины). Амакриновые клетки осуществляют боковое торможение между соседними ганглиозными клетками. В сетчатку приходят и центробежные, или эфферентные, нервные волокна, приносящие к ней сигналы из мозга. Эти импульсы регулируют проведение возбуждения между биполярными и ганглиозными клетками сетчатки.

2.8. Нервные пути и связи в зрительной системе

Из сетчатки зрительная информация по волокнам зрительного нерва устремляется в мозг. Нервы от двух глаз встречаются у основания мозга, где часть волокон переходит на противоположную сторону (зрительный перекрест, или хиазма). Это обеспечивает каждое полушарие мозга информацией от обоих глаз: в затылочную долю правого полушария

поступают сигналы от правых половин каждой сетчатки, а в левое полушарие – от левой половины каждой сетчатки (рис. 4.3).

После хиазмы зрительные нервы называются оптическими трактами и основное количество их волокон приходит в подкорковый зрительный центр – наружное коленчатое тело (НКТ). Отсюда зрительные сигналы поступают в первичную проекционную область зрительной коры (стриарная кора, или поле 17 по Бродману). Зрительная кора состоит из ряда полей, каждое из которых обеспечивает свои, специфические функции, получая как прямые, так и опосредованные сигналы от сетчатки и в общем сохраняя ее топологию, или ретинотопию (сигналы от соседних участков сетчатки попадают в соседние участки коры).

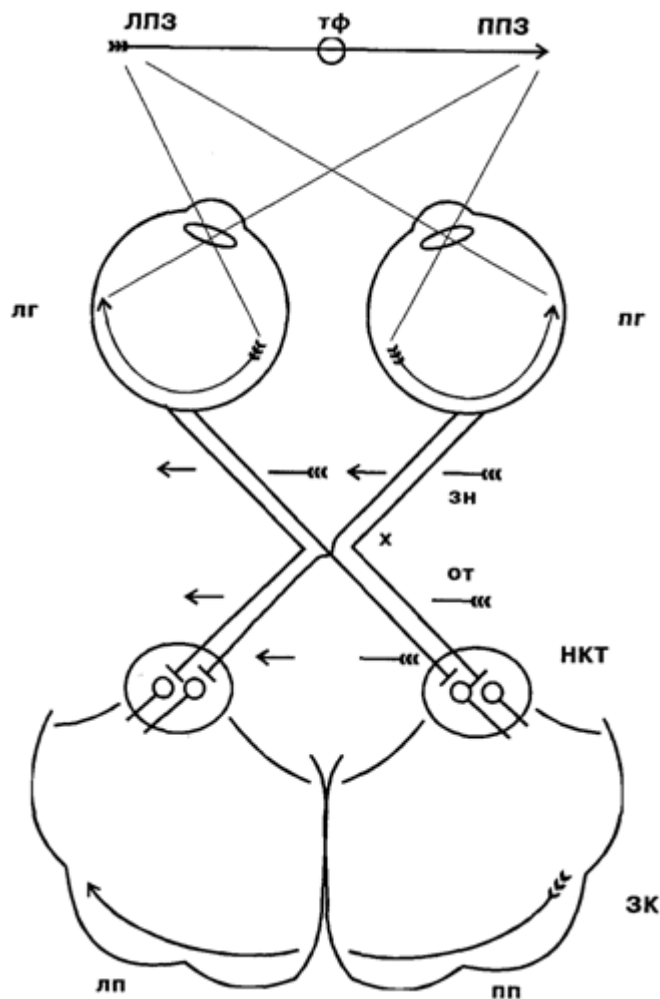


Рис. 4.3. Схема зрительных путей от сетчатки глаза до первичной зрительной коры:

ЛПЗ - левое поле зрения; *ППЗ* - правое поле зрения; *тф* - точка фиксации взора; *лг* - левый глаз; *пг* - правый глаз; *зн* - зрительный нерв; *х* - зрительный перекрест, или хиазма; *от* - оптический тракт; *НКТ* - наружное коленчатое тело; *ЗК* - зрительная кора; *лп* - левое полушарие; *пп* - правое полушарие

2.9. Электрическая активность центров зрительной системы

При действии света в рецепторах, а затем и в нейронах сетчатки генерируются электрические потенциалы, отражающие параметры действующего раздражителя (рис. 4.4 а, а). Суммарный электрический ответ сетчатки глаза на свет называют

электроретинограммой (ЭРГ). Она может быть зарегистрирована от целого глаза: один электрод помещают на поверхность роговой оболочки, а другой – на кожу лица вблизи глаза (либо на мочку уха). В ЭРГ хорошо отражаются интенсивность, цвет, размер и длительность действия светового раздражителя. Поскольку в ЭРГ отражена активность почти всех клеток сетчатки (кроме ганглиозных клеток), этот показатель широко используется для анализа работы и диагностики заболеваний сетчатки.

Возбуждение ганглиозных клеток сетчатки приводит к тому, что по их аксонам (волокам зрительного нерва) в мозг устремляются электрические импульсы. Ганглиозная клетка сетчатки – это первый в сетчатке нейрон «классического» типа, генерирующий распространяющиеся импульсы. Описано три основных типа ганглиозных клеток: отвечающие на включение света (on-реакция), его выключение (off-реакция) и на то и другое (on-off-реакция). В центре сетчатки рецептивные поля ганглиозных клеток маленькие, а на периферии сетчатки они значительно больше по диаметру. Одновременное возбуждение близко расположенных ганглиозных клеток приводит к их взаимному торможению: ответы каждой клетки становятся меньше, чем при одиночном раздражении. В основе этого эффекта лежит латеральное или боковое торможение (см. гл. 3). Благодаря круглой форме рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки производят так называемое поточечное описание сетчаточного изображения: оно отображается очень тонкой дискретной мозаикой, состоящей из возбужденных нейронов.

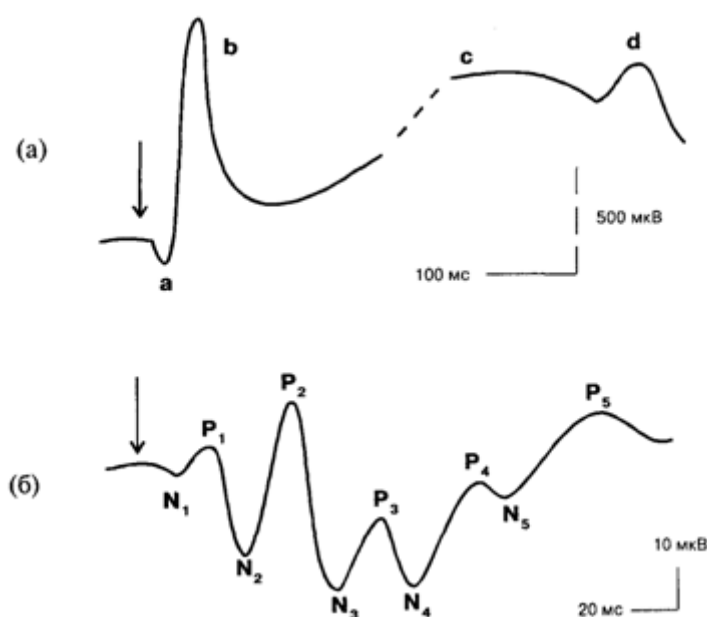


Рис. 4.4. Электроретинограмма (а) и вызванный светом потенциал (ВП) зрительной коры (б):

a, b, c, d на (а) – волны ЭРГ; стрелками указаны моменты включения света.

P1–P5 – позитивные волны ВП, *N1–N5* – негативные волны ВП на (б)

Нейроны подкоркового зрительного центра (НКТ) возбуждаются, когда к ним приходят импульсы из сетчатки по волокнам зрительного нерва. Рецептивные поля этих нейронов также круглые, но меньшего размера, чем в сетчатке. Пачки импульсов, генерируемые ими в ответ на вспышку света, короче, чем в сетчатке. На уровне НКТ происходит взаимодействие афферентных сигналов, пришедших из сетчатки, с эфферентными сигналами из зрительной коры, а также из ретикулярной формации от слуховой и других

сенсорных систем. Это взаимодействие помогает выделять наиболее существенные компоненты сигнала и, возможно, участвует в организации избирательного зрительного внимания (см. гл. 9).

Импульсные разряды нейронов НКТ по их аксонам поступают в затылочную часть полушарий головного мозга, в которой расположена первичная проекционная область зрительной коры (стриарная кора). Здесь у приматов и человека происходит значительно более специализированная и сложная, чем в сетчатке и в НКТ, переработка информации. Нейроны зрительной коры имеют не круглые, а вытянутые (по горизонтали, вертикали или по диагонали) рецептивные поля (рис. 4.5) небольшого размера [Хьюбел, 1990]. Благодаря этому они способны выделять из изображения отдельные фрагменты линий с той или иной ориентацией и расположением и избирательно на них реагировать (детекторы ориентаций). В каждом небольшом участке зрительной коры по ее глубине сконцентрированы нейроны с одинаковой ориентацией и локализацией рецептивных полей в поле зрения. Они образуют ориентационную колонку нейронов, проходящую вертикально через все слои коры. Колонка – пример функционального объединения корковых нейронов, осуществляющих сходную функцию. Группа соседних ориентационных колонок, нейроны которых имеют перекрывающиеся рецептивные поля, но разные предпочитаемые ориентации, образует так называемую сверхколонку. Как показывают исследования последних лет, функциональное объединение отдаленных друг от друга нейронов зрительной коры может происходить также за счет синхронности их разрядов. Недавно в зрительной коре найдены нейроны с избирательной чувствительностью к крестообразным и угловым фигурам, относящиеся к детекторам 2-го порядка. Таким образом, начала заполняться «ниша» между описывающими пространственные признаки изображения простыми ориентационными детекторами и детекторами высшего порядка (лица), найденными в височной коре.

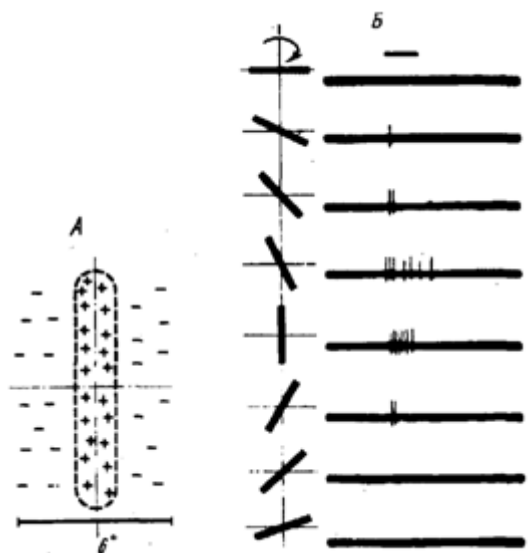


Рис. 4.5. Рецептивное поле нейрона зрительной коры мозга кошки (А) и ответы этого нейрона на вспыхивающие в рецептивном поле световые полосы разной ориентации (Б). А – плюсами отмечена возбудительная зона рецептивного поля, а минусами – две боковые тормозные зоны. Б – видно, что этот нейрон наиболее сильно реагирует на вертикальную и близкую к ней ориентацию

В последние годы хорошо исследована так называемая «пространственно-частотная» настройка нейронов зрительной коры [Глезер, 1985; Физиол. зрения, 1992]. Она заключается в том, что многие нейроны избирательно реагируют на появившуюся в их

рецептивном поле решетку из светлых и темных полос определенной ширины. Так, имеются клетки, чувствительные к решетке из мелких полосок, т.е. к высокой пространственной частоте. Найдены клетки с чувствительностью к разным пространственным частотам. Считается, что это свойство обеспечивает зрительной системе способность выделять из изображения участки с разной текстурой [Глезер, 1985].

Многие нейроны зрительной коры избирательно реагируют на определенные направления движения (дирекциональные детекторы) либо на какой-то цвет (цветооппонентные нейроны), а часть нейронов лучше всего отвечает на относительную удаленность объекта от глаз. Информация о разных признаках зрительных объектов (форма, цвет, движение) обрабатывается параллельно в разных частях зрительной коры.

Для оценки передачи сигналов на разных уровнях зрительной системы часто используют регистрацию суммарных вызванных потенциалов (ВП), которые у человека можно одновременно отводить от сетчатки и от зрительной коры (см. рис. 4.4 б). Сравнение вызванного световой вспышкой ответа сетчатки (ЭРГ) и ВП коры позволяет оценить работу проекционного зрительного пути и установить локализацию патологического процесса в зрительной системе.

2.10. Световая чувствительность

Абсолютная чувствительность зрения. Чтобы возникло зрительное ощущение, свет должен обладать некоторой минимальной (пороговой) энергией. Минимальное количество квантов света, необходимое для возникновения ощущения света в темноте, колеблется от 8 до 47. Одна палочка может быть возбуждена всего 1 квантом света. Таким образом, чувствительность рецепторов сетчатки в наиболее благоприятных условиях световосприятия предельна. Одиночные палочки и колбочки сетчатки различаются по световой чувствительности незначительно. Однако количество фоторецепторов, посылающих сигналы на одну ганглиозную клетку, в центре и на периферии сетчатки различно. Количество колбочек в рецептивном поле в центре сетчатки примерно в 100 раз меньше количества палочек в рецептивном поле на периферии сетчатки. Соответственно и чувствительность палочковой системы в 100 раз выше, чем у колбочковой.

2.11. Зрительная адаптация

При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление, а затем чувствительность глаза постепенно снижается. Это приспособление зрительной системы к условиям яркой освещенности называется световой адаптацией. Обратное явление (темновая адаптация) наблюдается, когда из светлого помещения человек переходит в почти не освещенное помещение. В первое время он почти ничего не видит из-за пониженной возбудимости фоторецепторов и зрительных нейронов. Постепенно начинают выявляться контуры предметов, а затем различаются и их детали, так как чувствительность фоторецепторов и зрительных нейронов в темноте постепенно повышается.

Повышение световой чувствительности во время пребывания в темноте происходит неравномерно: в первые 10 мин она увеличивается в десятки раз, а затем, в течение часа — в десятки тысяч раз. Важную роль в этом процессе играет восстановление зрительных пигментов. Так как в темноте чувствительны только палочки, слабо освещенный предмет виден лишь периферическим зрением. Существенную роль в адаптации, помимо зрительных пигментов, играет переключение связей между элементами сетчатки. В темноте площадь возбуждительного центра рецептивного поля ганглиозной клетки

увеличивается из-за ослабления кольцевого торможения, что приводит к увеличению световой чувствительности. Световая чувствительность глаза зависит и от влияний, идущих со стороны мозга. Освещение одного глаза понижает световую чувствительность неосвещенного глаза. Кроме того, на чувствительность к свету оказывают влияние также звуковые, обонятельные и вкусовые сигналы.

2.12. Дифференциальная чувствительность зрения

Если на освещенную поверхность с яркостью I падает добавочное освещение dI , то, согласно закону Вебера, человек заметит разницу в освещенности только если $dI/I = K$, где K – константа, равная 0,01–0,015. Величину dI/I называют дифференциальным порогом световой чувствительности. Отношение dI/I при разных освещенностях постоянно и означает, что для восприятия разницы в освещенности двух поверхностей одна из них должна быть ярче другой на 1–1,5%.

2.13. Яркостной контраст

Взаимное латеральное торможение зрительных нейронов (см. гл. 3) лежит в основе общего, или глобального яркостного контраста. Так, серая полоска бумаги, лежащая на светлом фоне, кажется темнее такой же полоски, лежащей на темном фоне. Это объясняется тем, что светлый фон возбуждает множество нейронов сетчатки, а их возбуждение притормаживает клетки, активированные полоской. Наиболее сильно латеральное торможение действует между близко расположенными нейронами, создавая эффект локального контраста. Происходит кажущееся усиление перепада яркости на границе поверхностей разной освещенности. Этот эффект называют также подчеркиванием контуров, или эффектом Маха: на границе яркого светового поля и более темной поверхности можно видеть две дополнительные линии (еще более яркую линию на границе светлого поля и очень темную линию на границе темной поверхности).

2.14. Слепящая яркость света

Слишком яркий свет вызывает неприятное ощущение ослепления. Верхняя граница слепящей яркости зависит от адаптации глаза: чем дольше была темновая адаптация, тем меньшая яркость света вызывает ослепление. Если в поле зрения попадают очень яркие (слепящие) объекты, то они ухудшают различение сигналов на значительной части сетчатки (так, на ночной дороге водителей ослепляют фары встречных машин). При тонких работах, связанных с напряжением зрения (длительное чтение, работа на компьютере, сборка мелких деталей), следует пользоваться только рассеянным светом, не ослепляющим глаз.

2.15. Инерция зрения, слитие мельканий, последовательные образы

Зрительное ощущение появляется не мгновенно. Прежде чем возникнет ощущение, в зрительной системе должны произойти многократные преобразования и передача сигналов. Время «инерции зрения», не обходимое для возникновения зрительного ощущения, в среднем равно 0,03–0,1 с. Следует отметить, что это ощущение также исчезает не сразу после того, как прекратилось раздражение – оно держится еще некоторое время. Если в темноте водить по воздуху горячей спичкой, то мы увидим светящуюся линию, так как быстро следующие одно за другим световые раздражения сливаются в непрерывное ощущение. Минимальная частота следования световых стимулов (например, вспышек света), при которой происходит объединение отдельных ощущений, называется критической частотой слития мельканий. При средних

освещенностях эта частота равна 10–15 вспышкам в 1 с. На этом свойстве зрения основаны кино и телевидение: мы не видим промежутков между отдельными кадрами (24 кадра в 1 с в кино), так как зрительное ощущение от одного кадра еще длится до появления следующего. Это и обеспечивает иллюзию непрерывности изображения и его движения.

Ощущения, продолжающиеся после прекращения раздражения, называются последовательными образами. Если посмотреть на включенную лампу и закрыть глаза, то она видна еще в течение некоторого времени. Если же после фиксации взгляда на освещенном предмете перевести взгляд на светлый фон, то некоторое время можно видеть негативное изображение этого предмета, т.е. светлые его части – темными, а темные – светлыми (отрицательный последовательный образ). Это объясняется тем, что возбуждение от освещенного объекта локально тормозит (адаптирует) определенные участки сетчатки; если после этого перевести взор на равномерно освещенный экран, то его свет сильнее возбудит те участки, которые не были возбуждены ранее.

2.16. Цветовое зрение

Весь видимый нами спектр электромагнитных излучений заключен между коротковолновым (длина волны 400 нм) излучением, которое мы называем фиолетовым цветом, и длинноволновым излучением (длина волны 700 нм), называемым красным цветом. Остальные цвета видимого спектра (синий, зеленый, желтый и оранжевый) имеют промежуточные значения длины волны. Смешение лучей всех цветов дает белый цвет. Он может быть получен и при смешении двух так называемых парных дополнительных цветов: красного и синего, желтого и синего. Если произвести смешение трех основных цветов, – красного, зеленого и синего, – то могут быть получены любые цвета.

Максимальным признанием пользуется трехкомпонентная теория Г. Гельмгольца, согласно которой цветовое восприятие обеспечивается тремя типами колбочек с различной цветовой чувствительностью. Одни из них чувствительны к красному цвету, другие – к зеленому, а третьи – к синему. Всякий цвет оказывает воздействие на все три цветоощущающих элемента, но в разной степени. Эта теория прямо подтверждена в опытах, в которых измеряли поглощение излучений с разной длиной волны в одиночных колбочках сетчатки человека.

Частичная цветовая слепота была описана в конце XVIII в. Д. Дальтоном, который сам страдал ею. Поэтому аномалию цветовосприятия обозначили термином «дальтонизм». Дальтонизм встречается у 8% мужчин; его связывают с отсутствием определенных генов в определяющей пол непарной у мужчин - хромосоме. Для диагностики дальтонизма, важной при профессиональном отборе, используют полихроматические таблицы. Люди, страдающие им, не могут быть полноценными водителями транспорта, так как они могут не различать цвет огней светофоров и дорожных знаков. Существуют три разновидности частичной цветовой слепоты: протанопия, дейтеранопия и тританопия. Каждая из них характеризуется отсутствием восприятия одного из трех основных цветов. Люди, страдающие протанопией («краснослепые»), не воспринимают красного цвета, синего-голубые лучи кажутся им бесцветными. Лица, страдающие дейтеранопией («зеленослепые»), не отличают зеленые цвета от темно-красных и голубых. При тританопии (редко встречающейся аномалии цветового зрения) не воспринимаются лучи синего и фиолетового цвета. Все перечисленные виды частичной цветовой слепоты хорошо объясняются трехкомпонентной теорией. Каждый из них является результатом отсутствия одного из трех колбочковых цветовоспринимающих веществ.

2.17. Восприятие пространства

Остротой зрения называется максимальная способность различать отдельные детали объектов. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые различает глаз, т.е. видит отдельно, а не слитно. Нормальный глаз различает две точки, расстояние между которыми составляет 1 угловую минуту. Максимальную остроту зрения имеет центр сетчатки – желтое пятно. К периферии от него острота зрения на много меньше. Острота зрения измеряется при помощи специальных таблиц, которые состоят из нескольких рядов букв или незамкнутых окружностей различной величины. Острота зрения, определенная по таблице, выражается в относительных величинах, причем нормальная острота принимается за единицу. Встречаются люди, обладающие сверхостротой зрения (*visus* больше 2).

Поле зрения. Если фиксировать взглядом небольшой предмет, то его изображение проецируется на желтое пятно сетчатки. В этом случае мы видим предмет центральным зрением. Его угловой размер у человека составляет всего 1,5–2 угловых градуса. Предметы, изображения которых падают на остальные участки сетчатки, воспринимаются периферическим зрением. Пространство, видимое глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется полем зрения. Измерение границы поля зрения производят по периметру. Границы поля зрения для бесцветных предметов составляют книзу 70°, сверху – 60°, внутрь – 60° и наружу – 90°. Поля зрения обоих глаз у человека частично совпадают, что имеет большое значение для восприятия глубины пространства. Поля зрения для различных цветов неодинаковы и меньше, чем для черно-белых объектов.

Бинокулярное зрение – это зрение двумя глазами. При взгляде на какой-либо предмет у человека с нормальным зрением не возникает ощущения двух предметов, хотя и имеется два изображения на двух сетчатках. Изображение каждой точки этого предмета попадает на так называемые корреспондирующие, или соответственные участки двух сетчаток, и в восприятии человека два изображения сливаются в одно. Если надавить слегка на один глаз сбоку, то начнет двоиться в глазах, потому что нарушилось соответствие сетчаток. Если же смотреть на близкий предмет, то изображение какой-либо более отдаленной точки попадает на неидентичные (диспаратные) точки двух сетчаток. Диспарация играет большую роль в оценке расстояния и, следовательно, в видении глубины пространства. Человек способен заметить изменение глубины, создающее сдвиг изображения на сетчатках на несколько угловых секунд. Бинокулярное слитие или объединение сигналов от двух сетчаток в единый нервный образ происходит в первичной зрительной коре мозга.

Оценка величины объекта. Величина знакомого предмета оценивается как функция величины его изображения на сетчатке и расстояния предмета от глаз. В случае, когда расстояние до незнакомого предмета оценить трудно, возможны грубые ошибки в определении его величины.

Оценка расстояния. Восприятие глубины пространства и оценка расстояния до объекта возможны как при зрении одним глазом (монокулярное зрение), так и двумя глазами (бинокулярное зрение). Во втором случае оценка расстояния гораздо точнее. Некоторое значение в оценке близких расстояний при монокулярном зрении имеет явление аккомодации. Для оценки расстояния имеет значение также то, что образ знакомого предмета на сетчатке тем больше, чем он ближе.

Роль движения глаз для зрения. При рассматривании любых предметов глаза двигаются. Глазные движения осуществляют 6 мышц, прикрепленных к глазному яблоку. Движение двух глаз совершается одновременно и содружественно. Рассматривая близкие

предметы, необходимо сводить (конвергенция), а, рассматривая далекие предметы – разводить зрительные оси двух глаз (дивергенция). Кроме того, важная роль движений глаз для зрения определяется также тем, что для непрерывного получения мозгом зрительной информации необходимо движение изображения на сетчатке. Импульсы в зрительном нерве возникают в момент включения и выключения светового изображения. При длительном действии света на одни и те же фоторецепторы импульсация в волокнах зрительного нерва быстро прекращается и зрительное ощущение при неподвижных глазах и объектах исчезает через 1–2 с. Если на глаз поставить присоску с крохотным источником света, то человек видит его только в момент включения или выключения, так как этот раздражитель движется вместе с глазом и, следовательно, неподвижен по отношению к сетчатке. Чтобы преодолеть такое приспособление (адаптацию) к неподвижному изображению, глаз при рассматривании любого предмета производит неощущаемые человеком непрерывные скачки (саккады). Вследствие каждого скачка изображение на сетчатке смещается с одних фоторецепторов на другие, вновь вызывая импульсацию ганглиозных клеток. Продолжительность каждого скачка равна сотым долям секунды, а амплитуда его не превышает 20 угловых градусов. Чем сложнее рассматриваемый объект, тем сложнее траектория движения глаз. Они как бы «прослеживают» контуры изображения (рис. 4.6), задерживаясь на наиболее информативных его участках (например, в лице это – глаза). Кроме скачков, глаза непрерывно мелко дрожат и дрейфуют (медленно смещаются с точки фиксации взора). Эти движения также очень важны для зрительного восприятия.

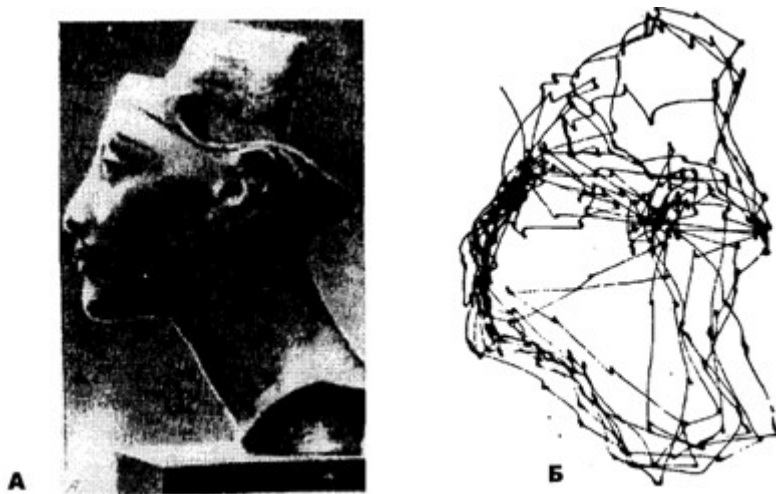


Рис. 4.6. Траектория движения глаз (Б) при осматривании изображения Нефертити (А)

3. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА

В связи с возникновением речи как средства межличностного общения, слух у человека играет особую роль. Акустические (звуковые) сигналы представляют собой колебания воздуха с разной частотой и силой. Они возбуждают слуховые рецепторы, находящиеся в улитке внутреннего уха. Рецепторы активируют первые слуховые нейроны, после чего сенсорная информация передается в слуховую область коры мозга через ряд последовательных отделов, которых особенно много в слуховой системе.

3.1. Структура и функции наружного и среднего уха

Наружный слуховой проход проводит звуковые колебания к барабанной перепонке, отделяющей наружное ухо от барабанной полости, или среднего уха. Это тонкая

перегородка, которая колеблется при действии звуковых колебаний, пришедших к ней через наружный слуховой проход. В среднем ухе находятся три косточки: молоточек, наковальня и стремечко, которые последовательно передают колебания барабанной перепонки во внутреннее ухо. Благодаря особенностям геометрии слуховых косточек эти колебания передаются уменьшенными в амплитуде, но увеличенными в силе. Именно поэтому даже слабые звуковые волны способны привести к колебаниям жидкости в улитке.

3.2. Структура и функции внутреннего уха

Во внутреннем ухе находится улитка, содержащая слуховые рецепторы. Улитка представляет собой костный спиральный канал, который по всей длине разделен вестибулярной и основной мембранами на три хода: верхний, средний и нижний (рис. 4.7). Полость среднего канала не сообщается с полостью других каналов и заполнена эндолимфой, а верхний и нижний каналы сообщаются друг с другом и заполнены перилимфой. Внутри среднего канала улитки на основной мембране расположен спиральный (кортиев) орган, содержащий рецепторные клетки, которые трансформируют механические колебания в электрические потенциалы.

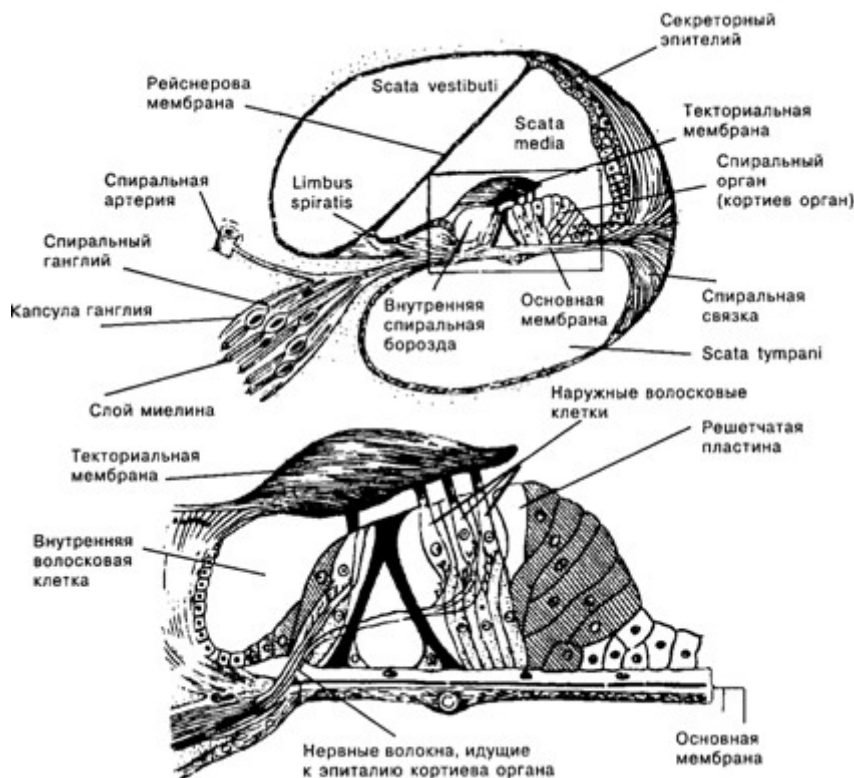


Рис. 4.7. Поперечный разрез завитка улитки с увеличенной частью спирального (кортиева) органа, очерченной сверху прямоугольником

Колебания мембраны овального окна вызывают колебания перилимфы в верхнем и нижнем каналах, кроме того, начинает колебаться и основная мембрана. На ней расположены два вида рецепторных волосковых клеток: внутренние и наружные.

Механизмы слуховой рецепции. При колебаниях основной мембраны длинные волоски рецепторных клеток касаются текториальной мембраны и несколько наклоняются. Это приводит к натяжению тончайших нитей, которые открывают ионные каналы в мембране

рецептора. Пресинаптическое окончание волосковой клетки деполяризуется, что приводит к выходу в синаптическую щель нейромедиатора (глутамата или аспартата). Воздействуя на постсинаптическую мембрану афферентного волокна, медиатор вызывает в нем генерацию возбуждающего постсинаптического потенциала и импульсов, которые распространяются в нервные центры.

Передача в мозг акустической информации. Сигналы от волосковых клеток поступают в мозг по 32 000 афферентных нервных волокон, входящих в состав кохлеарной ветви 8-го черепно-мозгового нерва. Они являются дендритами ганглиозных нервных клеток спирального ганглия. По волокнам слухового нерва даже в тишине следуют спонтанные импульсы с частотой до 100 имп./с. При звуковом раздражении частота импульсации в волокнах увеличивается и остается повышенной в течение всего периода, когда действует звук. Степень учащения разрядов различна у разных волокон и связана с интенсивностью и частотой звукового воздействия. В центральных отделах слуховой системы много нейронов, возбуждение которых длится в течение всего периода действия звука, а в слуховой коре разряды ряда нейронов длятся десятки секунд после его прекращения.

3.3. Анализ частоты звука (высоты тона)

При действии звуков разной частоты возбуждаются разные рецепторные клетки кортиева органа. В улитке сочетаются два типа кодирования высоты звука: пространственный и временной [Сомьен, 1975]. Пространственное кодирование основано на определенном расположении возбужденных рецепторов на основной мембране. При действии низких и средних тонов кроме пространственного осуществляется и временное кодирование: частота следования импульсов в волокнах слухового нерва повторяет частоту звуковых колебаний. Нейроны всех уровней слуховой системы настроены на определенную частоту и интенсивность звука. Для каждого нейрона может быть найдена оптимальная частота звука, на которую порог его реакции минимален. Частотно-пороговые кривые разных клеток не совпадают, в совокупности перекрывая весь частотный диапазон слышимых звуков, что обеспечивает их полноценное восприятие.

Анализ интенсивности звука. Сила звука кодируется частотой импульсации и числом возбужденных нейронов. При слабом стимуле в реакцию вовлекается лишь небольшое количество наиболее чувствительных нейронов, а при усилении звука в реакции участвует все большее количество дополнительных нейронов с более высокими порогами.

3.4. Слуховые ощущения

Тональность (частота) звука. Человек воспринимает звуковые колебания с частотой от 16 до 20 000 Гц. Этот диапазон соответствует 10–11 октавам. Верхняя граница частоты воспринимаемых звуков зависит от возраста: она постепенно понижается (в старости часто не слышат высоких тонов). Различение частоты звука характеризуется тем минимальным различием по частоте двух близких звуков, которое еще улавливается человеком. При низких и средних частотах человек способен заметить различия в 1–2 Гц. Встречаются люди с абсолютным слухом: они способны точно узнавать и обозначать любой звук даже при отсутствии звука сравнения.

Слуховая чувствительность. Минимальную силу звука, слышимого человеком в половине случаев его предъявления, называют абсолютным порогом слуховой чувствительности. Пороги слышимости сильно зависят от частоты звука. В области частот от 1000 до 4000 Гц слух человека максимально чувствителен. В этих пределах слышен звук, имеющий ничтожную энергию. При звуках ниже 1000 и выше 4000 Гц

чувствительность резко уменьшается: например при 20 и при 20 000 Гц пороговая энергия звука в 1 млн раз выше (нижняя кривая *AEFGD* на рис. 4.8). При усилении звука можно дойти до возникновения неприятного ощущения давления и даже боли в ухе. Звуки такой силы характеризуют верхний предел слышимости (кривая *ABCD* на рис. 4.8) и ограничивают область нормального слухового восприятия. Внутри этой области лежат и так называемые речевые поля, в пределах которых распределяются звуки речи.

Громкость звука. Кажущуюся громкость звука следует отличать от его физической силы. Ощущение громкости не идет строго параллельно нарастанию интенсивности звучания. Единицей громкости звука является *бел*. Эта единица представляет собой десятичный логарифм отношения действующей интенсивности звука I к пороговой его интенсивности I_0 . На практике обычно используется в качестве единицы громкости децибел (дБ), т.е. 0,1 бела.

Дифференциальный порог по громкости в среднем диапазоне слышимых частот (1000 Гц) составляет всего 0,59 дБ, а на краях шкалы частот доходит до 3 дБ. Максимальный уровень громкости звука, вызывающий болевое ощущение, равен 130–140 дБ над порогом слышимости человека. Громкие и длительные звуки (например, рок-музыка, рев реактивного двигателя) приводят к поражению рецепторных клеток и к снижению слуха.

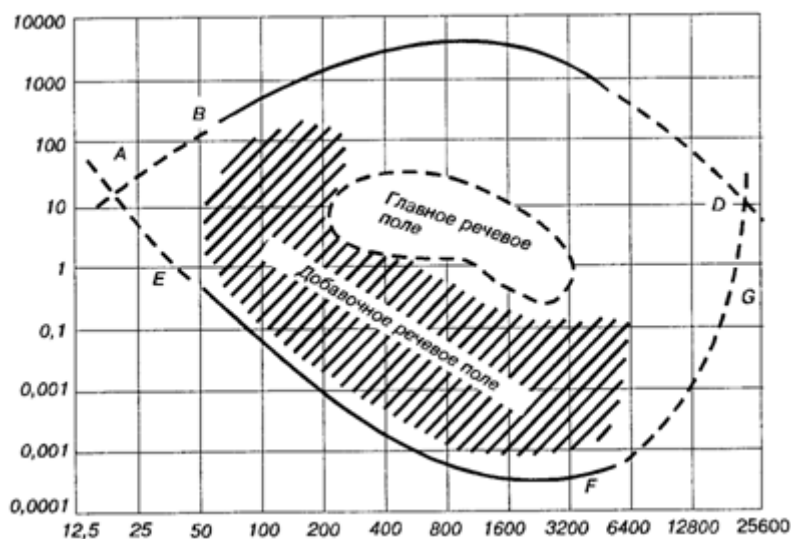


Рис. 4.8. Область звукового восприятия человека. Зависимость пороговой интенсивности звука (ось ординат – звуковое давление в дин/см) от частоты тональных звуков (ось абсцисс в Гц). Кривая *AEFGD* – абсолютные пороги восприятия; *ABCD* – пороги болевого ощущения при действии громких звуков

Адаптация. Если на ухо долго действует тот или иной звук, то чувствительность к нему падает. Степень этого снижения чувствительности (адаптации) зависит от длительности, силы звука и его частоты. Участие в слуховой адаптации нейронных механизмов типа латерального и возвратного торможения несомненно. Известно также, что сокращения мышц среднего уха могут изменять энергию сигнала, передающуюся на улитку.

Бинауральный слух. Человек и животные обладают пространственным слухом, т.е. способностью определять положение источника звука в пространстве. Это свойство основано на наличии бинаурального слуха, или слушания двумя ушами. Острота бинаурального слуха у человека очень высока: положение источника звука определяется с точностью порядка 1 углового градуса. Основой этого служит способность нейронов

слуховой системы оценивать различия времени прихода звука на правое и левое ухо и интенсивности звука на каждом ухе. Если источник звука находится в стороне от средней линии головы, то звуковая волна приходит на одно ухо несколько раньше и имеет большую силу, чем на другом ухе. Оценка удаленности источника звука от организма связана с ослаблением звука и изменением его тембра.

При раздельной стимуляции правого и левого уха через наушники задержка между звуками уже в 11 мкс или различие в интенсивности двух звуков на 1 дБ приводят к кажущемуся сдвигу локализации источника звука от средней линии в сторону более раннего или более сильного звука. В слуховых центрах имеются нейроны с острой настройкой на определенный диапазон интерауральных различий по времени и интенсивности. Найдены также клетки, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

4. ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА

Вестибулярная система играет важную роль в пространственной ориентации человека. Она получает, передает и анализирует информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярной системы не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетной мускулатуры, что обеспечивает сохранение равновесия тела.

4.1. Строение и функции рецепторного вестибулярного аппарата

Периферическим отделом вестибулярной системы является вестибулярный аппарат, расположенный в пирамиде височной кости. Он состоит из преддверия и трех полукружных каналов. Полукружные каналы (рис. 4.9) располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Один из концов каждого канала расширен (ампула). Вестибулярный аппарат включает в себя также два мешочка. В них на возвышениях находится отолитовый аппарат: скопления рецепторных клеток. Выступающая в полость мешочка рецепторная клетка оканчивается длинным подвижным волоском и 60–80 склеенными неподвижными волосками. Они пронизывают желеобразную мембрану, содержащую кристаллики карбоната кальция – отолиты. Волосковые клетки возбуждаются при скольжении отолитовой мембраны по волоскам, т.е. при их сгибании.

В перепончатых полукружных каналах, заполненных эндолимфой, рецепторные волосковые клетки сконцентрированы в ампулах. Во время угловых ускорений эндолимфа приходит в движение, волоски сгибаются и волосковые клетки возбуждаются. При противоположно направленном движении они тормозятся. Это связано с тем, что отклонение волоска в одну сторону приводит к открыванию каналов и деполяризации волосковой клетки, а отклонение в противоположном направлении закрывает каналы и гиперполяризует рецептор. В волосковых клетках преддверия и ампулы при их сгибании генерируется рецепторный потенциал, который усиливает выделение ацетилхолина и через синапсы активирует окончания волокон вестибулярного нерва.

Волокна вестибулярного нерва (отростки биполярных нейронов) направляются в продолговатый

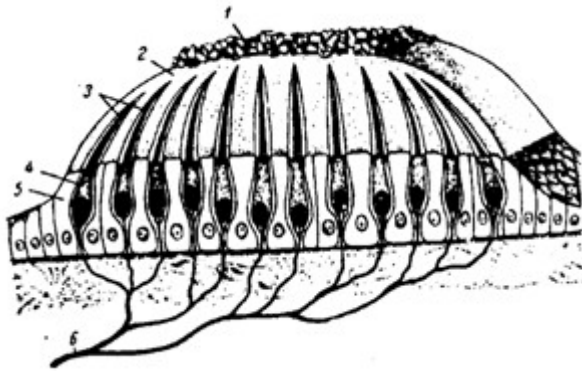


Рис. 4.9. Строение отолитового аппарата: 7 – отолиты; 2 – отолитовая мембрана; 3 – волоски рецепторных клеток; 4 рецепторные клетки; 5 – опорные клетки; 6 – нервные волокна.

Продолговатый мозг. Импульсы, приходящие по этим волокнам, активируют нейроны бульбарного вестибулярного комплекса (ядра: преддверное верхнее Бехтерева, преддверное латеральное Дейтерса, Швальбе и др.). Отсюда сигналы направляются во многие отделы ЦНС: спинной мозг, мозжечок, глазодвигательные ядра, кору мозга, ретикулярную формацию и вегетативные ганглии.

4.2. Электрические явления в вестибулярной системе

Даже в полном покое в волокнах вестибулярного нерва регистрируется спонтанная импульсация. Частота разрядов в нерве повышается при поворотах головы в одну сторону и тормозится при поворотах в другую сторону (детекция направления движения). Две трети волокон обнаруживают эффект адаптации (уменьшение частоты разрядов) во время длительно действующего углового ускорения. Нейроны вестибулярных ядер обладают способностью реагировать и на изменение положения конечностей, повороты тела, сигналы от внутренних органов, т.е. осуществлять синтез информации, поступающей из разных источников.

Нейроны вестибулярных ядер обеспечивают контроль и управление различными двигательными реакциями. Вестибуло-спинальные влияния изменяют импульсацию нейронов сегментарных уровней спинного мозга. Так осуществляется динамическое перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и включаются рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия. В вестибуло-вегетативные реакции вовлекаются сердечно-сосудистая система, желудочно-кишечный тракт и другие внутренние органы. При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат возникает болезнь движения (например, морская болезнь). Вестибуло-глазодвигательные рефлекс (глазной нистагм) состоит в медленном ритмическом движении глаз в противоположную вращению сторону, сменяющемся их скачком обратно. Возникновение и характеристики вращательного глазного нистагма – важные показатели состояния вестибулярной системы и широко используются в эксперименте и клинике.

4.4. Основные афферентные пути и проекции вестибулярных сигналов

Два основных пути поступления вестибулярных сигналов в кору мозга обезьян следующие: прямой – через вентральное постлатеральное ядро и непрямой – через вентролатеральное ядро. В коре основные афферентные проекции вестибулярного аппарата локализованы в задней части постцентральной извилины. В моторной коре

кпереди и книзу от центральной борозды обнаружена вторая вестибулярная зона. Локализация вестибулярной зоны в коре мозга человека окончательно не выяснена.

4.5. Функции вестибулярной системы

Вестибулярная система помогает ориентироваться в пространстве при активном и пассивном движении. При пассивном движении лабиринтный аппарат с помощью корковых отделов системы анализирует и запоминает направление движения и повороты. Следует подчеркнуть, что в нормальных условиях пространственная ориентировка обеспечивается совместной деятельностью зрительной и вестибулярной систем.

Чувствительность вестибулярной системы здорового человека очень высока: отолитовый аппарат позволяет воспринять ускорение прямолинейного движения, равное всего 2 см/с^2 . Порог различения наклона головы в сторону – всего около 1 углового градуса, а вперед и назад – 1,5–2 угловых градуса. Рецепторная система полукружных каналов позволяет человеку замечать ускорения вращения в 2–3 угловых градуса в 1 с^2 .

5. СОМАТОСЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

В соматосенсорную систему входят система кожной чувствительности и чувствительная система скелетно-мышечного аппарата, главная роль в которой принадлежит проприорецепции.

5.1. Кожная рецепция

Кожные рецепторы сосредоточены на огромной кожной поверхности ($1,4\text{--}2,1 \text{ м}^2$). В коже находится множество рецепторов, чувствительных к прикосновению, давлению, вибрации, теплу и холоду, а также к болевым раздражениям. Они весьма различны по строению, локализуются на разной глубине кожи и распределены неравномерно по ее поверхности. Больше всего их в коже пальцев рук, ладоней, подошв, губ и половых органов. У человека в коже с волосатым покровом (90% всей кожной поверхности) основным типом рецепторов являются свободные окончания нервных волокон, идущих вдоль мелких сосудов, а также более глубоко локализованные разветвления тонких нервных волокон, оплетающих волосную сумку. Эти окончания обеспечивают высокую чувствительность волос к прикосновению. Рецепторами прикосновения являются также осязательные мениски (диски Меркеля), образованные в нижней части эпидермиса контактом свободных нервных окончаний с модифицированными эпителиальными структурами. Их особенно много в коже пальцев рук.

В коже, лишенной волосного покрова, находят много осязательных телец (тельца Мейснера). Они локализованы в сосочковом слое кожи пальцев рук и ног, ладонях, подошвах, губах, языке, половых органах и сосках груди. Другими инкапсулированными нервными окончаниями, но более глубоко расположенными, являются пластинчатые тельца, или тельца Пачини (рецепторы давления и вибрации). Они имеются также в сухожилиях, связках, брыжейке.

Теории кожной чувствительности многочисленны и во многом противоречивы. Наиболее распространено представление о наличии специфических рецепторов для четырех основных видов кожной чувствительности: тактильной, тепловой, холодовой и болевой. Исследования электрической активности одиночных нервных окончаний и

волокон свидетельствуют о том, что многие из них воспринимают лишь механические или температурные стимулы.

Механизмы возбуждения кожных рецепторов. Механический стимул приводит к деформации мембраны рецептора. В результате этого электрическое сопротивление мембраны уменьшается, т.е. увеличивается ее проницаемость для ионов. Через мембрану рецептора начинает течь ионный ток, приводящий к генерации рецепторного потенциала. При достижении рецепторным потенциалом критического уровня деполяризации генерируются импульсы, распространяющиеся по волокну в ЦНС.

Адаптация кожных рецепторов. По скорости адаптации при длительно действующем раздражителе большинство кожных рецепторов подразделяются на быстрые и медленноадаптирующиеся. Наиболее быстро адаптируются тактильные рецепторы, расположенные в волосяных фолликулах, а также пластинчатые тельца. Адаптация кожных механорецепторов приводит к тому, что мы перестаем ощущать постоянное давление одежды или привыкаем носить на роговице глаз контактные линзы.

5.2. Свойства тактильного восприятия

Ощущение прикосновения и давления на кожу довольно точно локализуется человеком на определенном участке кожной поверхности. Эта локализация вырабатывается и закрепляется в онтогенезе при участии зрения и проприорецепции. Абсолютная тактильная чувствительность существенно различается в разных частях кожи: от 50 мг до 10 г. Пространственное различение на кожной поверхности, т.е. способность человека различать прикосновения к двум соседним точкам кожи, также сильно отличается в разных ее участках. На языке порог пространственного различия равен 0,5 мм, а на коже спины – более 60 мм. Эти отличия связаны главным образом с различными размерами кожных рецептивных полей (от 0,5 мм² до 3 см²) и со степенью их перекрытия [Кейдель, 1975; Физиол. сенсорн. систем, 1971, 1972, 1975].

5.3. Температурная рецепция

Температура тела человека колеблется в сравнительно узких пределах. Именно поэтому информация о температуре внешней среды, необходимой для деятельности механизмов терморегуляции, имеет особо важное значение. Терморецепторы располагаются в коже, на роговице глаза, в слизистых оболочках, а также в гипоталамусе. Они подразделяются на два вида: холодовые и тепловые (последних намного меньше). Больше всего терморецепторов в коже лица и шеи. Полагают, что терморецепторами могут быть немиелинизированные окончания дендритов афферентных нейронов.

Терморецепторы подразделяются на специфические и неспецифические. Первые отвечают лишь на температурное воздействие, вторые реагируют и на механическое раздражение. Рецептивные поля большинства терморецепторов локальны. Терморецепторы реагируют на изменение температуры повышением частоты импульсов, устойчиво длительно в течение всего времени действия стимула. Это повышение пропорционально изменению температуры, причем постоянная частота разрядов у тепловых рецепторов наблюдается в диапазоне температур от +20 до +50°C, а у холодовых – от +10 до +41°C. Дифференциальная чувствительность терморецепторов велика: достаточно изменить температуру на 0,2°C, чтобы вызвать длительные изменения их импульсации.

Температурное ощущение человека зависит как от абсолютного значения температуры, так и от разницы температуры кожи и действующего раздражителя, его площади и места

приложения. Так, если руку держали в воде с температурой $+27^{\circ}\text{C}$, то в первый момент после переноса руки в воду, нагретую до $+25^{\circ}\text{C}$, она кажется холодной. Однако уже через несколько секунд становится возможной оценка абсолютной температуры.

5.4. Болевая рецепция

Болевая, или ноцицептивная, чувствительность имеет особое значение для выживания организма, так как сигнализирует о действии чрезмерно сильных и вредных факторов. В симптомокомплексе многих заболеваний боль – одно из первых, а иногда и единственное проявление патологии и важный показатель для диагностики. Несмотря на интенсивные исследования, до сих пор не удается решить вопрос о существовании специфических болевых рецепторов и адекватных им болевых раздражителей. Сформулированы две альтернативные гипотезы об организации болевого восприятия: а) существуют специфические болевые рецепторы (свободные нервные окончания с высоким порогом реакции) и б) специфических болевых рецепторов не существует, и боль возникает при сверхсильном раздражении любых рецепторов.

В электрофизиологических опытах на одиночных нервных волокнах типа *C* обнаружено, что некоторые из них реагируют преимущественно на чрезмерные механические, а другие – на чрезмерные тепловые воздействия. При болевых раздражениях импульсы возникают также в волокнах типа *A*. Соответственно разной скорости проведения импульсов в волокнах типа *C* и *A* отмечается двойное ощущение боли: вначале четкое по локализации и короткое, а затем – длительное, разлитое и сильное (жгучее).

Механизм возбуждения рецепторов при болевых воздействиях пока не выяснен. Предполагают, что значимыми являются изменения рН ткани в области нервного окончания, так как этот фактор обладает болевым эффектом при концентрациях водородных ионов, встречающихся в реальных условиях. Таким образом, наиболее общей причиной возникновения боли можно считать изменение концентрации этих ионов при токсическом воздействии на дыхательные ферменты или при механическом или термическом повреждении клеточных мембран.

Адаптация болевых рецепторов возможна: ощущение укола от продолжающей оставаться в коже иглы быстро проходит. Однако в очень многих случаях болевые рецепторы не обнаруживают существенной адаптации, что делает страдания больного особенно длительными и требует применения анальгетиков.

Болевые раздражения вызывают ряд рефлекторных соматических и вегетативных реакций. Если эти реакции умеренно выражены, то они имеют приспособительное значение, но могут привести к тяжелым патологическим эффектам, например к шоку. При болевых воздействиях на кожу человек локализует их достаточно точно, но при заболеваниях внутренних органов часты так называемые отраженные боли, проецирующиеся в определенные части кожной поверхности (зоны Захарьина–Геда). Так, при стенокардии кроме болей в области сердца ощущается боль в левой руке и лопатке. При тактильных, температурных и болевых раздражениях «активных» точек кожной поверхности (иглоукалывание или акупунктура) включаются цепи рефлекторных реакций, опосредуемых центральной и вегетативной нервной системой. Они могут избирательно изменять кровоснабжение и трофику тех или иных органов и тканей.

5.5. Мышечная и суставная рецепция (проприорецепция)

В мышцах человека содержатся три типа специализированных рецепторов: первичные окончания веретен, вторичные окончания веретен и сухожильные рецепторы Гольджи. Эти рецепторы реагируют на механические раздражения и участвуют в координации движений, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата (см. также гл. 5).

Мышечное веретено имеет длину в несколько миллиметров, ширину в десятые доли миллиметра, одето капсулой и расположено в толще мышцы. Внутри капсулы находится пучок интрафузальных мышечных волокон. Веретена расположены параллельно внешним по отношению к капсуле экстрафузальным волокнам, поэтому при растяжении мышцы нагрузка на веретена увеличивается, а при сокращении – уменьшается. В расслабленной мышце импульсация, идущая от веретен, невелика, но они реагируют повышением частоты разрядов на удлинение мышцы. Таким образом, веретена дают мозгу информацию о длине мышцы и ее изменениях. Импульсация, идущая от веретен, в спинном мозге возбуждает мотонейроны своей мышцы и тормозит мотонейроны мышцы-антагониста, а также возбуждает мотонейроны сгибателей и тормозит мотонейроны разгибателей.

Сухожильные рецепторы Гольджи находятся в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием и расположены последовательно по отношению к мышечным волокнам. Они слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении, причем их импульсация пропорциональна силе сокращения. Поэтому сухожильные рецепторы информируют мозг о силе, развиваемой мышцей. Идущие от этих рецепторов волокна в спинном мозге вызывают торможение мотонейронов собственной мышцы и возбуждение мотонейронов мышцы-антагониста. Информация от мышечных рецепторов по восходящим путям спинного мозга поступает в высшие отделы ЦНС, включая кору большого мозга.

Суставные рецепторы изучены меньше, чем мышечные. Известно, что они реагируют на положение сустава и на изменения суставного угла, участвуя таким образом в системе обратных связей от двигательного аппарата.

5.6. Передача и переработка соматосенсорной информации

Чувствительность кожи и ощущение движения связаны с проведением в мозг сигналов от рецепторов по двум основным путям (трактам): лемнисковому и спиноталамическому, значительно различающимся по своим свойствам.

Лемнисковый путь передает в мозг сигналы о прикосновении к коже, давлении на нее и движениях в суставах. Отличительная особенность этого пути – быстрая передача в мозг наиболее точной информации, дифференцированной по силе и месту воздействия.

По мере перехода на все более высокие уровни изменяются некоторые важные свойства нейронов лемнискового пути. Значительно увеличиваются рецептивные поля нейронов (в продолговатом мозге – в 2–30, а в коре большого мозга – в 15–100 раз). Несмотря на увеличение размеров рецептивных полей, нейроны остаются достаточно специфичными (нейроны поверхностного прикосновения, глубокого прикосновения, нейроны движения в суставах и нейроны положения или угла сгибания суставов). Для корковой части лемнискового пути характерна четкая топографическая организация, т.е. проекция кожной поверхности осуществляется в центры мозга по принципу «точка в точку» [Кейдель, 1975; Сомьен, 1975; Дудел и др., 1985]. При этом площадь коркового представительства той или иной части тела определяется ее функциональной значимостью: формируется так

называемый «сенсорный гомункулюс» (рис. 4.10). Роль соматосенсорной коры состоит в интегральной оценке соматосенсорных сигналов, включении их в сферу сознания и в сенсорное обеспечение выработки новых двигательных навыков.

Спиноталамический путь значительно отличается от лемнискового сравнительно медленной передачей афферентных сигналов, нечетко дифференцированной информацией о свойствах раздражителя и не очень четкой ее топографической локализацией; он служит для передачи температурной, всей болевой и в значительной мере тактильной чувствительности.

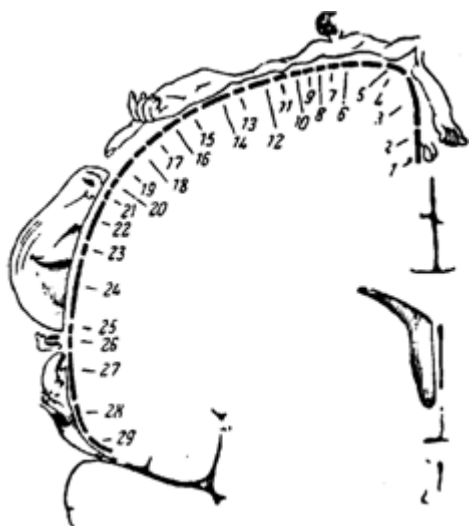


Рис. 4.10. Коровое представительство кожной чувствительности. Расположение в соматосенсорной зоне коры больших полушарий мозга человека проекций различных частей тела:

1 – половые органы; 2 – пальцы ноги; 3 – ступня; 4 – голень; 5 – бедро; 6 – туловище; 7 – шея; 8 – голова; 9 – плечо; 10–11 – локоть; 12 – предплечье; 13 – запястье; 14 – кисть; 15–19 – пальцы руки; 20 – глаза; 21 – нос; 22 – лицо; 23 – верхняя губа; 24, 26 – зубы; 25 – нижняя губа; 27 – язык; 28 – глотка; 29 – внутренние органы. Размеры изображений частей тела соответствуют размерам их сенсорного представительства

Болевая чувствительность практически не представлена на корковом уровне (раздражение коры не вызывает боли), поэтому считают, что высшим центром болевой чувствительности является таламус, где 60% нейронов в соответствующих ядрах четко реагирует на болевое раздражение. Таким образом, спиноталамическая система играет важную роль в организации генерализованных ответов на действие болевых, температурных и тактильных раздражителей.

6. ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Рецепторы обонятельной системы расположены в области верхних носовых ходов. Обонятельный эпителий имеет толщину 100–150 мкм и содержит около 10 млн. рецепторных клеток диаметром 5–10 мкм, расположенных между опорными клетками (рис. 4.11). На поверхности каждой обонятельной клетки имеется сферическое утолщение – обонятельная булава, из которой выступает 6–12 волосков длиной до 10 мкм. Обонятельные волоски погружены в жидкую среду, вырабатываемую боуменовыми железами. Наличие подобных волосков в десятки раз увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. От нижней части рецепторной клетки отходит

аксон. Аксоны всех рецепторов образуют обонятельный нерв, который проходит через основание черепа и вступает в обонятельную луковицу.

Молекулы пахучих веществ попадают в обонятельную слизь с постоянным током воздуха. Здесь они взаимодействуют с находящимся в волосках рецептора рецепторным белком. В результате этого взаимодействия в мембране рецептора открываются натриевые каналы, и генерируется рецепторный потенциал. Это приводит к импульсному разряду в аксоне рецептора – волокне обонятельного нерва.

Каждая рецепторная клетка способна ответить возбуждением на характерный для нее, хотя и широкий, спектр пахучих веществ. Спектры чувствительности разных клеток сильно перекрываются. Вследствие этого более чем 50% пахучих веществ оказываются общими для любых двух обонятельных клеток.

Электроolfактограммой называют суммарный электрический потенциал, регистрируемый от поверхности обонятельного эпителия. Это монофазная негативная волна длительностью в несколько секунд, возникающая даже при кратковременном воздействии пахучего вещества.

Кодирование обонятельной информации. Одиночные рецепторы отвечают на запах увеличением частоты импульсации, которое зависит от качества и интенсивности стимула [Физиол. сенсорн. систем, 1972; Кейдель, 1975; Сомьен, 1975; Тамар, 1976; Батуев, Куликов, 1983; Дудел и др., 1985]. Каждый обонятельный рецептор отвечает на многие пахучие вещества, отдавая «предпочтение» некоторым из них. Считают, что на этих свойствах рецепторов может быть основано кодирование запахов и их опознание в центрах обонятельной системы. В обонятельной луковице регистрируется электрический ответ, который зависит от пахучего вещества: при разных запахах меняется пространственная мозаика возбужденных и заторможенных участков обонятельной луковицы.

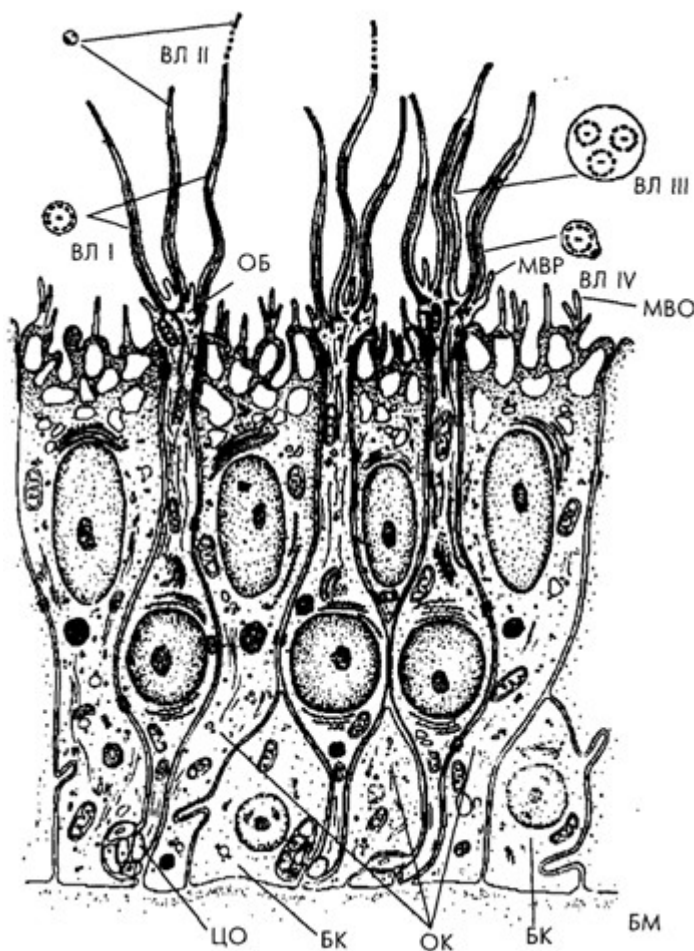


Рис. 4.11 . Схема строения обонятельного эпителия по данным электронной микроскопии:

ОБ – обонятельная булава; ОК – опорная клетка; ЦО – центральные отростки обонятельных клеток; БК – базальная клетка; БМ – базальная мембрана; ВЛ – обонятельные волоски; МВР – микроворсинки обонятельных и МВО – микроворсинки опорных клеток

Центральные проекции обонятельной системы. Выходящий из луковицы обонятельный тракт направляется в разные отделы мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препириформную кору, периамигдаллярную кору и часть ядер миндалевидного комплекса. Обонятельная луковица связана также с гиппокампом, пириформной корой и другими отделами «обонятельного мозга» через несколько переключений. Наличие многих центров «обонятельного мозга» обеспечивает связь обонятельной системы с другими сенсорными системами и организацию на этой основе пищевого, оборонительного и полового поведения.

Чувствительность обонятельной системы человека чрезвычайно велика: один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества, а возбуждение небольшого количества рецепторов приводит к возникновению ощущения. В то же время изменение интенсивности запаха (дифференциальный порог) оценивается людьми довольно грубо: наименьшее воспринимаемое различие в силе запаха составляет 30–60% от его исходной концентрации. Адаптация в обонятельной системе происходит сравнительно медленно (десятки секунд или минуты) и зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и от концентрации пахучего вещества.

7. ВКУСОВАЯ СИСТЕМА

В процессе эволюции вкус формировался как механизм выбора или отвергания пищи. Выбор предпочитаемой пищи отчасти основан на врожденных механизмах, но в значительной мере зависит от связей, выработанных в онтогенезе. Вкус, так же как и обоняние, основан на хеморецепции и дает информацию о характере и концентрации веществ, поступающих в рот. В результате запускаются реакции, изменяющие работу органов пищеварения или ведущие к удалению вредных веществ, попавших в рот.

Вкусовые рецепторы сконцентрированы во вкусовых почках, расположенных на языке, задней стенке глотки, мягком небе, миндалине и надгортаннике. Больше всего их на кончике языка. Каждая из примерно 10 000 вкусовых почек человека состоит из нескольких рецепторных и опорных клеток. Вкусовая почка соединена с полостью рта через вкусовую пору. Вкусовая рецепторная клетка имеет длину 10–20 мкм и ширину 3–4 мкм и снабжена на конце, обращенном в просвет поры, 30–40 тончайшими микроворсинками. Считают, что они играют важную роль в рецепции химических веществ, адсорбированных в канале почки. Многие этапы преобразования химической энергии вкусовых веществ в энергию нервного возбуждения вкусовых рецепторов еще неизвестны.

Электрические потенциалы вкусовой системы. Суммарный потенциал рецепторных клеток возникает при раздражении языка сахаром, солью и кислотой. Он развивается медленно: максимум потенциала приходится на 10–15-й с после воздействия, хотя электрическая активность в волокнах вкусового нерва начинается раньше.

Проводящие пути и центры вкуса. Проводниками для всех видов вкусовой чувствительности служат так называемая «барабанная струна» и языкоглоточный нерв, ядра которых расположены в продолговатом мозге. Многие из волокон специфичны, так как отвечают лишь на соль, кислоту, хинин или сахар. Наиболее убедительной считается гипотеза о том, что четыре основных вкусовых ощущения – горькое, сладкое, кислое и соленое – кодируются не импульсацией в одиночных волокнах, а распределением частоты разрядов в большой группе волокон, по-разному возбуждаемых вкусовым веществом.

Афферентные сигналы, вызванные вкусовой стимуляцией, поступают в ядро одиночного пучка ствола мозга. От этого ядра аксоны вторых нейронов восходят в составе медиальной петли до таламуса, где расположены третьи нейроны, аксоны которых направляются в корковый центр вкуса.

7.2. Вкусовые ощущения и восприятие

У разных людей абсолютные пороги вкусовой чувствительности существенно отличаются вплоть до «вкусовой слепоты» к отдельным агентам. Абсолютные пороги вкусовой чувствительности сильно зависят от состояния организма, изменяясь, например, при голодании и беременности. Абсолютный порог вкусовой чувствительности оценивают по возникновению неопределенного вкусового ощущения, отличающегося от вкуса дистиллированной воды. Дифференциальные пороги вкусового различения минимальны при средних концентрациях веществ, но при переходе к большим концентрациям резко повышаются. Так, 20%-ный раствор сахара воспринимается как максимально сладкий, 10%-ный раствор хлорида натрия как максимально соленый, 0,2%-ный раствор соляной кислоты – как максимально кислый, а 0,1%-ный раствор сульфата хинина – как максимально горький. Пороговый контраст (dI/I) для разных веществ значительно колеблется.

Вкусовая адаптация. При длительном действии вкусового вещества развивается адаптация к нему, которая пропорциональна концентрации раствора. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и перекрестная адаптация, т.е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Последовательное применение нескольких вкусовых раздражителей дает эффекты вкусового контраста. Например, адаптация к горькому повышает чувствительность к кислому и соленому, а адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых ощущений. При смешении нескольких вкусовых веществ возникает новое вкусовое ощущение, отличающееся от вкуса составляющих смесь компонентов.

8. ВИСЦЕРАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Большая роль в жизнедеятельности человека принадлежит висцеральной, или интерорецептивной, сенсорной системе [Черниговский, 1960]. Она воспринимает изменения внутренней среды организма и поставляет центральной и вегетативной нервной системе информацию, необходимую для рефлекторной регуляции работы всех внутренних органов.

8.1.Интерорецепторы

Механорецепторы реагируют на изменение давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие [Физиол. сенсорн. систем, 1975]. Хеморецепторы сообщают ЦНС об изменениях химизма органов и тканей. Их роль особенно велика в рефлекторном регулировании и поддержании постоянства внутренней среды организма [Черниговский, 1960].

Возбуждение хеморецепторов головного мозга может быть вызвано высвобождением из его элементов гистамина, индольных соединений, изменением содержания в желудочках мозга двуокси углерода и другими факторами. Рецепторы каротидных клубочков реагируют на недостаток в крови кислорода, на снижение величины рН и повышение напряжения углекислоты. Терморецепторы внутренних органов участвуют в терморегуляции.

8.2. Проводящие пути и центры висцеральной сенсорной системы

Проводящие пути и центры висцеральной сенсорной системы представлены, в основном, блуждающим, чревным и тазовым нервами. Блуждающий нерв передает афферентные сигналы в ЦНС по тонким волокнам с малой скоростью от практически всех органов грудной и брюшной полости, чревный нерв – от желудка, брыжейки и тонкого кишечника, а тазовый – от органов малого таза. В составе этих нервов имеются как быстро-, так и медленнопроводящие волокна. Импульсы от многих интерорецепторов проходят по задним и вентролатеральным столбам спинного мозга.

Интерорецептивная информация поступает в ряд структур ствола мозга и подкорковые образования. Следует отметить, что важную роль играет гипоталамус, где имеются проекции чревного и блуждающего нервов. Высшим отделом висцеральной сенсорной системы является кора больших полушарий.

8.3. Висцеральные ощущения и восприятие

Возбуждение некоторых интероцепторов приводит к возникновению четких локализованных ощущений, т.е. к восприятию (например, при растяжении стенок мочевого пузыря или прямой кишки). В то же время возбуждение интероцепторов сердца и сосудов, печени, почек, селезенки, матки и ряда других органов не вызывает ясных осознаваемых ощущений. Возникающие в этих случаях сигналы часто имеют подпороговый характер. И.М.Сеченов указывал на «темный, смутный» характер этих ощущений.

Изменение состояния внутренних органов, регистрируемое висцеральной системой (даже если оно не осознается человеком), оказывает значительное влияние на его настроение, самочувствие и поведение. Это связано с тем, что интероцептивные сигналы приходят в кору мозга, изменяя активность многих ее отделов. Особенно важна роль интероцептивных условных рефлексов в формировании сложнейших цепных реакций, лежащих в основе пищевого и полового поведения.

9. ОСНОВНЫЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ ЧЕЛОВЕКА

Ближняя точка ясного видения 10 см

Диаметр желтого пятна сетчатки около 0,5 мм (1,5–2 угловых градуса)

Сила аккомодации около 10 диоптрий (D)

Диапазон изменения диаметра зрачка при изменении освещенности 1,8–7,5 мм

Время «инерции зрения» 0,03–0,1 с

Дифференциальный порог световой чувствительности 1–1,5%

Диапазон длин волн видимого света 400–700 нм

Нормальная острота центрального зрения 1 угловая минута

Поле зрения для бесцветных предметов 150 угловых градусов по горизонтали и 130 угловых градусов по вертикали

Частота слышимых звуковых колебаний 16–20000 Гц (10-11 октав)

Максимальный уровень громкости 130–140 дБ над порогом слышимости

Дифференциальный порог по частоте до 1–2 Гц

Дифференциальный порог по громкости до 0,59 дБ

Дифференциальный порог по направлению на источник звука до 1 углового градуса

Пороговое ускорение прямолинейного движения 2 см/с²

Порог различения наклона головы вбок 1 угловой градус

Пороговое давление на кожу от 50 мг до 10 г

Пространственное различение на кожной поверхности от 0,5 до 60 мм

Дифференциальная чувствительность терморецепторов кожи до 0,20 С

Порог различения силы запаха 30–60% от исходной концентрации

Глава 5 УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЯМИ

Движения (включая речь и письмо) – главное средство взаимодействия организма человека с окружением. В этом взаимодействии рефлекторные ответы, побуждаемые стимулами внешней среды, составляют лишь часть двигательной активности; другая ее часть – это активность, инициируемая «изнутри». Мозг не просто отвечает на стимулы, поступающие извне, он находится в постоянном диалоге со средой, причем инициатива в нем принадлежит именно мозгу. Вопрос о том, как организован диалог между центральной нервной системой (ЦНС) и внешним миром, занимал и продолжает занимать представителей разных наук. Можно с уверенностью сказать, что этот вопрос является одним из главных и для психологии.

1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О НЕРВНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЕ

Понять принципы работы системы управления невозможно, не зная особенностей строения объекта управления. Применительно к движениям животных и человека объектом управления является опорно-двигательный аппарат. Своеобразие скелетно-мышечной системы заключается в том, что она состоит из большого количества звеньев, подвижно соединенных в суставах, которые допускают поворот одного звена относительно другого. Суставы могут позволять звеньям поворачиваться относительно одной, двух или трех осей, т.е. обладать одной, двумя или тремя степенями свободы. Общее число степеней свободы скелета человека превышает 200.

Скелетные мышцы представляют собой очень своеобразные двигатели, которые преобразуют химическую энергию непосредственно в механическую работу и теплоту. В связи с особенностями молекулярных механизмов сокращения, которые сейчас довольно хорошо известны, развитие силы автоматически сопровождается изменениями упругости и вязкости мышечного волокна. Кроме того, напряжение волокна зависит от его длины (угла в суставе) и от скорости его удлинения или укорочения. Как же нервная система управляет мышцей? Один двигательный нейрон (мотонейрон) иннервирует не всю мышцу, а лишь небольшую часть составляющих ее волокон. Эти волокна не обязательно соседствуют друг с другом, они рассредоточены по мышце и между ними, как правило, расположены волокна, управляемые другими мотонейронами. Мотонейрон и группа иннервируемых им мышечных волокон образуют двигательную единицу (ДЕ).

В ДЕ может входить от 10–15 (в наружных глазных мышцах) до многих сот мышечных волокон в крупных мышцах конечностей. Мелкие мышцы кисти могут насчитывать всего 30–40 ДЕ, а в двуглавой мышце плеча более 700 ДЕ. Силу мышцы можно увеличивать двумя способами: повышением частоты нервных импульсов, поступающих к каждой из ДЕ, и вовлечением новых двигательных единиц (рекрутированием). Двигательные единицы одной мышцы неодинаковы. В зависимости от скорости сокращения и

устойчивости к утомлению различают медленные (*S*) и быстрые (*F*) двигательные единицы, которые, в свою очередь, подразделяются на устойчивые к утомлению (*FR*) и быстроутомляемые (*FF*). Порядок рекрутирования ДЕ в обычных условиях определяется размерами их мотонейронов. Первыми вовлекаются мотонейроны меньших размеров, т.е. активируются медленные ДЕ, развивающие небольшую силу. При увеличении уровня возбуждения рекрутируются быстрые ДЕ, развивающие большую силу. Все это дает возможность очень точной градации двигательного ответа, но одновременно усложняет управление.

2. ПРОПРИОЦЕПЦИЯ

Для успешной реализации движений необходимо, чтобы управляющие этими движениями центры в любой момент времени располагали информацией о положении звеньев тела в пространстве и о том, как протекает движение. В то же время движения являются мощным средством получения информации об окружающем мире. Некоторые виды сенсорной информации, например осязательная (гаптическое чувство) и зрительная, вообще могут быть получены только посредством определенных движений (соответственно, кисти и пальцев или глаз). Таким образом, связь между сенсорикой и моторикой очень тесна. По образному выражению Н.А. Бернштейна, «в организме все моторы осенсорены, а сенсоры омоторены».

Особое значение для управления движениями имеют сигналы двух типов мышечных рецепторов – мышечных веретен и сухожильных органов Гольджи. В каждой мышце человека можно встретить группы более тонких и коротких, чем остальные, мышечных волокон, заключенных в соединительнотканную капсулу длиной в несколько миллиметров и толщиной в несколько десятков микрон. Из-за своей формы эти образования получили название «мышечные веретена», а заключенные в капсулу мышечные волокна называются «интрафузальными» (внутриверетенными).

Мышечные веретена – это сложные образования, имеющие как афферентную, так и эфферентную иннервацию. Толстое афферентное волокно группы Ia, проникая внутрь капсулы веретена, ветвится, и его окончания обвивают в виде спиралей центральную часть интрафузальных волокон. Эти окончания называют первичными. Многие веретена иннервируются также одним или несколькими волокнами группы II, а их окончания располагаются к периферии от первичных окончаний и называются вторичными окончаниями.

Оба типа окончаний механочувствительны и активируются при растяжении мышцы. При этом частота импульсов, поступающих в мозг от первичных окончаний, зависит от амплитуды и скорости растяжения, а вторичные окончания чувствительны лишь к величине растяжения. Чувствительность афферентов Ia и II может регулироваться путем изменения жесткости интрафузальных мышечных волокон. Такие изменения происходят под влиянием тонких (группа g) эфферентных двигательных волокон, идущих к веретену и являющихся аксонами g-мотонейронов. Различают два вида g- волокон, которые могут изменять чувствительность афферентов к величине растяжения и к скорости независимо (соответственно g-статические и g-динамические волокна).

В отличие от веретен, расположенных параллельно мышечным волокнам, сухожильные органы Гольджи располагаются последовательно в месте перехода мышечных волокон в сухожилие. Эти рецепторы являются специализированными окончаниями толстых афферентных волокон первой группы (Ib), и частота их разрядов пропорциональна развиваемой мышцей силе.

В суставных капсулах, внутрисуставных и внесуставных связках имеются механорецепторы типа Руффини, активирующиеся при движениях в суставе, главным образом вблизи его крайних положений. В мышце также очень много свободных нервных окончаний (группы III и IV). Все перечисленные ранее типы рецепторов обеспечивают так называемую «проприоцептивную чувствительность», снабжая ЦНС информацией о состоянии опорно-двигательного аппарата. Информацию о состоянии собственного тела могут давать также и другие виды рецепторов, формально не относящихся к проприоцептивным (рецепторы глубокой чувствительности, кожные рецепторы в области суставов и т.д.).

3. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ АППАРАТЫ УПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯМИ

В управлении движениями участвуют практически все отделы ЦНС – от спинного мозга до коры больших полушарий.

У животных спинной мозг может осуществлять довольно обширный класс функций, вплоть до спинального шагания (Ч. Шеррингтон), однако у человека на спинальном уровне протекают лишь простейшие координации (реципрокное торможение мышц-антагонистов, флексорный рефлекс и др.). Нервные механизмы ствола мозга существенно обогащают двигательный репертуар, обеспечивая правильную установку тела в пространстве за счет шейных и лабиринтных рефлексов (Р. Магнус) и нормального распределения мышечного тонуса. Важная роль в координации движений принадлежит мозжечку. Такие качества движения, как плавность, точность и необходимая сила реализуются с участием мозжечка путем регуляции временных, скоростных и пространственных характеристик движения.

Животные с удаленными полушариями, но с сохраненным стволом мозга по координации движений почти неотличимы от интактных. Полушария мозга (кора и базальные ганглии) обеспечивают наиболее тонкие координации движений – двигательные реакции, приобретенные в ходе индивидуальной жизни. Осуществление этих реакций базируется на рефлекторном аппарате мозгового ствола и спинного мозга, функционирование которого многократно обогащается деятельностью высших отделов ЦНС.

По мере филогенетического развития степень и форма участия разных отделов мозга в управлении двигательными функциями существенно менялись. У человека двигательные функции достигли наивысшей сложности в связи с переходом к прямохождению и прямохождению (что осложнило задачу поддержания равновесия), специализацией передних конечностей для совершения трудовых и других особо тонких движений, использованием двигательного аппарата для коммуникации (речь, письмо). В управление движениями человека включены высшие формы деятельности мозга, связанные с сознанием, что дало основание называть соответствующие движения «произвольными».

Результаты исследований разных классов движений позволили Н.А. Бернштейну [Бернштейн, 1947] сформулировать общие представления о многоуровневой иерархической системе координации движений. В соответствии с ними система управления движениями состоит из следующих уровней: А – уровень палеокинетических регуляций, он же руброспинальный уровень центральной нервной системы; В – уровень синергий, он же таламо-паллидарный уровень; С – уровень пространственного поля, он же пирамидно-стриарный уровень; D – уровень действий (предметных действий, смысловых

цепей и т.п.), он же теменно-премоторный уровень. Остановимся кратко на характеристике первых трех уровней.

Уровень А. Это довольно древний уровень, который управляет, главным образом, мускулатурой туловища и шеи. Управляемые им движения – плавные, выносливые, как бы смесь равновесия и движения. Уровень А обеспечивает тонус всей мускулатуры. Он может довольно тонко управлять возбудимостью спинальных структур, обеспечивая, в частности, реципрокную иннервацию мышц-антагонистов. Действия этого уровня полностью произвольны.

Уровень В. Уровень синергий и штампов, или таламо-паллидарный уровень. Движения этого уровня отличаются обширностью вовлекаемых в синергию мышц и характеризуются наклонностью к стереотипам, периодичности. Ведущая афферентация – проприоцепторика скоростей и положений, к которой присоединяется комплекс экстероцепторики – дифференцированная чувствительность прикосновения, укола, трения (болевая и температурная, с присущими этим рецепциям точными «местными знаками»). В обобщенном виде это афферентация собственного тела.

Уровень С. Уровень пространственного поля, пирамидно-стриарный. Ведущая афферентация этого уровня – синтетическое пространственное поле. Пространственное поле – это восприятие и владение внешним окружающим пространством. Это поле обширно, простирается вокруг нас на большие расстояния. Оно однородно (гомогенно) и, что очень существенно, – несмещаемо. Наряду с этими свойствами, Н.А. Бернштейн подчеркивал такое важнейшее свойство пространственного поля, как его метричность и геометричность, проявляющиеся в соблюдении геометрической формы и геометрического подобия. Пространство уровня С заполнено объектами (с их формой, размерами и массой) и силами, исходящими от этих объектов и действующими между ними.

Важнейшим качеством многоуровневой системы управления движениями является не столько соподчинение иерархически устроенных уровней, сколько сложное разделение труда. Такое разделение обусловлено, с одной стороны, анатомическим строением этой системы, состоящей из эволюционно различных структур мозга, которые до определенной степени сохранили специфику своего функционирования, с другой стороны – необычайно сложным устройством исполнительного аппарата, его огромной размерностью. Другая особенность функционирования этой системы состоит в разделении упомянутых уровней на ведущий и фоновые (в зависимости от текущей двигательной задачи и условий ее реализации).

4. ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ПРОГРАММЫ

Управление движениями немыслимо без согласования активности большого количества мышц. Характер этого согласования зависит от двигательной задачи. Так, если нужно взять стакан воды, то ЦНС должна располагать информацией о положении стакана относительно тела и об исходном положении руки. Однако чтобы движение было успешным, кисть заранее раскрылась на величину, соответствующую размеру стакана, чтобы сгибатели пальцев сжимали стакан с силой, достаточной для предотвращения проскальзывания, чтобы приложенная сила была достаточной для плавного подъема, но не вызывала резкого отрыва, чтобы ориентация стакана в кисти после захвата все время была вертикальной. Таким образом, чтобы реализация движения соответствовала двигательной задаче, необходимы не только данные о пространственных соотношениях, но и сведения о свойствах объекта манипулирования. Многие из этих сведений не могут быть получены в ходе самого движения посредством обратных связей, а должны быть

предусмотрены на этапе планирования. Следовательно, для осуществления движения должна быть сформирована двигательная программа. Двигательную или центральную программу рассматривают как заготовленный набор базовых двигательных команд, а также набор готовых корректирующих подпрограмм, обеспечивающих реализацию движения с учетом текущих афферентных сигналов и информации, поступающей от других частей ЦНС.

Зарождение побуждения к движению связано с активностью подкорковых и корковых мотивационных зон. Замысел движения формируется в ассоциативных зонах коры. Далее происходит формирование программы движения с участием базальных ганглиев и мозжечка, действующих на двигательную кору через ядра таламуса. За реализацию программы отвечает двигательная кора и нижележащие стволовые и спинальные двигательные центры.

Предполагается, что двигательная память содержит обобщенные классы двигательных программ, из числа которых в соответствии с двигательной задачей выбирается нужная. Программа модифицируется применительно к ситуации: однотипные движения могут выполняться быстрее или медленнее, с большей или меньшей амплитудой. Интересно, что одна и та же программа может быть реализована разными наборами мышц. Так, почерк человека сохраняет характерные черты при письме правой и левой рукой и даже карандашом, зажатым в зубах или прикрепленным к носку ботинка. Такой межконечностный перенос навыка возможен потому, что система управления движениями является многоуровневой (уровень планирования движения и уровень его исполнения в ней не совпадают). Действительно, произвольное движение планируется в терминах трехмерного евклидова пространства. Для исполнения этого плана необходимо перевести линейные перемещения в соответствующие угловые переменные (изменения суставных углов), определить, какие мышечные моменты необходимы для этих угловых перемещений и, наконец, сформировать двигательные команды, которые вызовут активацию мышц, дающую необходимые значения моментов.

Двигательная программа может быть реализована различными способами. В простейшем случае ЦНС посылает к мышцам заранее сформированную последовательность команд, не подвергающуюся во время реализации никакой коррекции. В этом случае говорят о разомкнутой системе управления. Подобное управление используется при осуществлении быстрых, так называемых «баллистических» движений. Чаще всего ход осуществления движения сравнивается с его планом на основе сигналов от многочисленных рецепторов, и в реализуемую программу вносятся нужные коррекции. Это замкнутая система управления с обратными связями. Однако и такое управление имеет недостатки. В связи с относительно малыми скоростями проведения сигналов, значительными задержками в центральном звене обратной связи и значительным временем, необходимым для развития усилия мышц, коррекция движения по сигналу обратной связи может запаздывать. Поэтому во многих случаях целесообразно реагировать не на отклонение от плана движения, а на само внешнее возмущение еще до того, как оно успело вызвать отклонение. Такое управление называют управлением по возмущению.

Другим способом уменьшения влияния задержек является антиципация. Во многих случаях ЦНС способна предусмотреть в двигательной программе появление возмущений еще до их возникновения. Примечательно, что эта упреждающая «позная» активность (антиципация) осуществляется автоматически с очень короткими центральными задержками. Роль упреждающей активности в стабилизации положения звеньев тела иллюстрирует простой пример. Если официант удерживает на ладони вытянутой руки поднос с бутылкой шампанского и рюмками, а другой человек внезапно снимет бутылку с

подноса, то рука резко подпрыгнет вверх с соответствующими последствиями. Если же он сам снимет бутылку свободной рукой, то рука с подносом останется на прежнем уровне.

5. КООРДИНАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ

Представление о координации движений возникло на основе наблюдений больных, которые в силу разных причин не в состоянии плавно и точно осуществлять движения, легко доступные здоровым людям. Координацию можно определить как способность реализовать движение в соответствии с его замыслом. Даже для простейшего движения – движения в суставе с одной степенью свободы – необходима согласованная работа как минимум двух мышц агониста и антагониста. В действительности на каждую степень свободы, как правило, приходится больше одной пары мышц. При этом многие мышцы являются двухсуставными, т.е. действуют не на один, а на два сустава. Именно поэтому, например, изолированное сгибание пальцев руки невозможно без одновременной активации разгибателей кисти, препятствующих действию сгибателей пальцев в лучезапястном сочленении.

Формы участия мышц в осуществлении двигательных актов весьма многообразны. Анатомическая классификация мышц (например, сгибатели и разгибатели, синергисты и антагонисты) не всегда соответствует их функциональной роли в движениях. Так, некоторые двухсуставные мышцы в одном суставе осуществляют сгибание, а в другом – разгибание. Антагонист может возбуждаться одновременно с агонистом для обеспечения точности движения, и его участие помогает выполнить двигательную задачу. В связи с этим в каждом конкретном двигательном акте можно выделить основную мышцу (основной двигатель), вспомогательные мышцы (синергисты), антагонисты и стабилизаторы (мышцы, которые фиксируют не участвующие в движении суставы). Мышцы не только сокращаются, приводя в движение соответствующие звенья: антагонисты и стабилизаторы часто функционируют в режиме растяжения под нагрузкой, при этом поглощая и рассеивая энергию. Этот режим используется для плавного торможения движений и амортизации толчков. При поддержании позы многие мышцы работают в режиме, при котором их длина практически не изменяется.

На конечный результат движения влияют не только силы, развиваемые мышцами, но и силы немышечного происхождения. К ним относятся силы инерции, создаваемые массами звеньев тела, которые вовлекаются в движение, а также силы реакции, возникающие в кинематических цепях при смещении любого из звеньев. Движение смещает различные звенья тела друг относительно друга и меняет конфигурацию тела, а следовательно, по ходу движения изменяются моменты упомянутых сил. Вследствие изменения суставных углов меняются и моменты мышечных сил. На ход движения влияет и гравитация: моменты сил веса тоже изменяются в процессе движения из-за изменения ориентации звеньев относительно вектора силы тяжести. В практической деятельности человек вступает во взаимодействие с предметами внешнего мира, различными инструментами, перемещаемыми грузами и т.д.; в процессе этого взаимодействия ему приходится преодолевать силы тяжести, упругости, трения, вязкости и инерции. Силы немышечного происхождения вмешиваются в процесс движения и делают необходимым непрерывное согласование с ними деятельности мышечного аппарата. Кроме того, необходимо нейтрализовать действие непредвиденных помех, которые могут возникать во внешней среде, и оперативно исправлять допущенные в ходе реализации движения ошибки.

Наряду с этими помехами, возникающими при осуществлении движения, существует еще одна принципиальная сложность, возникающая еще на этапе планирования движения. Речь идет о так называемой проблеме избыточности степеней свободы двигательного

аппарата. Для того чтобы в трехмерном пространстве достичь любой заданной точки (в пределах длины конечности), достаточно иметь двухзвенную конечность с двумя степенями свободы в проксимальном суставе («плече») и одной степенью свободы в дистальном («локтевом»). На самом деле конечности имеют большее количество звеньев и число степеней свободы. Именно поэтому, если бы мы захотели решить геометрическую задачу о том, как должны изменяться углы в суставах, для того чтобы рабочая точка конечности переместилась из одного заданного положения в пространстве в другое, то оказалось бы, что эта задача имеет бесконечное множество решений.

Для того чтобы найти однозначное решение задачи управления для кинематической цепи, необходимо исключить избыточные для данного движения степени свободы. Этого можно достичь двумя способами: а) можно зафиксировать избыточные степени свободы путем одновременной активации антагонистических групп мышц (коактивация) и б) можно связать движения в разных суставах определенными соотношениями, уменьшив таким образом количество независимых переменных, с которыми должна иметь дело ЦНС. Такие устойчивые сочетания одновременных движений в нескольких суставах, направленных на достижение единой цели, получили название синергий. Синергии чаще всего используются в относительно стереотипных, часто используемых движениях, таких, как локомоция, некоторые трудовые движения и др. Вместе с тем двигательные синергии не являются синонимами двигательных стереотипов – для них характерна определенная степень адаптивности.

6. ТИПЫ ДВИЖЕНИЙ

Движения человека очень разнообразны, однако все это разнообразие можно свести к небольшому количеству основных типов активности: обеспечение позы и равновесия, локомоция и произвольные движения.

Поддержание позы у человека обеспечивается теми же фазическими мышцами, что и движения, а специализированные тонические мышцы отсутствуют. Отличие заключается в том, что при «позной» деятельности мышц сила их сокращения обычно невелика, режим близок к изометрическому, а длительность сокращения значительна. В «позный» или поструральный режим работы мышц вовлекаются преимущественно низкочастотные, медленные и устойчивые к утомлению двигательные единицы.

Одна из основных задач «позной» активности – удержание нужного положения звеньев тела в поле силы тяжести (удержание головы от свисания, голеностопных суставов от тыльного сгибания при стоянии и др.). «Позная» активность может быть направлена и на фиксацию суставов, не принимающих участия в осуществляемом движении. В трудовой деятельности удержание позы бывает связано с преодолением внешних сил.

Типичный пример позы – стояние человека. Сохранение равновесия при стоянии возможно в том случае, если проекция центра тяжести тела находится в пределах опорного контура. При стоянии вертикаль, опущенная из общего центра тяжести тела, проходит несколько впереди оси голеностопных и коленных суставов и несколько позади оси тазобедренных суставов. Обеспечение устойчивости достигается активной работой многих мышц туловища и ног, причем развиваемая этими мышцами сила невелика. Максимальное напряжение при стоянии развивают мышцы голеностопного сустава, а минимальное – мышцы коленного и тазобедренного суставов. У большинства мышц активность поддерживается на более или менее постоянном уровне. Другие мышцы активируются периодически. Последнее связано с небольшими колебаниями центра тяжести тела как в сагиттальной, так и во фронтальной плоскости, постоянно

происходящими при стоянии. Мышцы голени противодействуют отклонениям тела, возвращая его в вертикальное положение. Таким образом, поддержание позы – это активный процесс, осуществляющийся, как и движение, с участием обратных связей от рецепторов. В поддержании вертикальной позы участвуют зрение и вестибулярный аппарат. Важную роль играет и проприорецепция. Поддержание равновесия при стоянии – только частный случай «позной» активности. Кроме того, механизмы поддержания равновесия используются также при локомоции и повседневной двигательной деятельности. Например, быстрое движение руки может вызвать нарушение равновесия. Обычно этого не происходит, потому что произвольному движению предшествуют такие изменения в системе регуляции позы, которые заранее изменяют распределение «позной» активности мышц и тем самым обеспечивают нейтрализацию последствий движения. Это – так называемые «позные» компоненты произвольного движения.

К понятию позы примыкает понятие мышечного тонуса. Термин «тонус» многозначен, в применении к скелетным мышцам им обозначают комплекс явлений. В покое мышечные волокна обладают тургором, определяющим их сопротивление давлению и растяжению. Это составляет тот компонент тонуса, который не связан со специфической нервной активацией мышцы, обуславливающей ее сокращение. Однако в естественных условиях большинство мышц обычно в некоторой степени активируются нервной системой, в частности, для поддержания позы («позный» тонус). Другой важный компонент тонуса – рефлекторный, определяющийся рефлексом на растяжение. У человека он выявляется по сопротивлению растяжению мышцы при пассивном повороте звена конечности в суставе.

Наиболее распространенной формой локомоции человека (локомоция – активное перемещение в пространстве на расстояния, значительно превышающие характерные размеры тела) является ходьба. Она относится к циклическим двигательным актам, при которых последовательные фазы движения периодически повторяются.

Для удобства изучения и описания цикл ходьбы подразделяют на фазы: для каждой ноги выделяют фазу опоры, в течение которой нога контактирует с опорой, и фазу переноса, когда нога находится в воздухе. Фазы опоры двух ног частично перекрываются по времени, образуя двухопорный период. В двухопорный период происходит перенос нагрузки с находящейся на опоре ноги, которая находится позади, на поставленную на опору переднюю ногу. Центр массы тела человека при ходьбе совершает сложные пространственные движения. Амплитуда этих движений составляет около 5 см в направлении вверх-вниз, и 2–4 см в боковом направлении. Давление на опору во время ходьбы непостоянно. Оно превышает вес тела во время наступания и отталкивания от опоры и меньше веса тела в середине одноопорного периода. Сопоставление изменений межзвенных углов в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах с распределением по времени активности мышц приводит к выводу, что движение ноги в фазу переноса в значительной степени осуществляется за счет сил инерции (подобно двухзвенному маятнику).

Повторяемость параметров движений в последовательных циклах при ходьбе не абсолютная: они обладают некоторой вариативностью. Наименьшая вариативность у кинематической картины ходьбы, наибольшая – в работе мышц, проявляющаяся в изменениях электромиограмм от цикла к циклу. Это отражает корректирующую деятельность ЦНС, которая в каждом шаге вносит в стандартную иннервационную структуру ходьбы поправки, необходимые для обеспечения относительного постоянства ее кинематики.

Бег отличается от ходьбы тем, что нога, которая находится позади, отталкивается от опоры раньше, чем другая нога опускается на нее. В результате в беге имеется безопорный период – период полета. В беге, благодаря большим скоростям перемещения, более значительную роль играют баллистические компоненты движения – перемещение звеньев ноги по инерции.

Произвольными движениями в широком смысле слова могут быть названы самые разные движения, совершаемые как в процессе труда, так и в повседневной жизни. У человека основным рабочим органом является рука, причем для выполнения двигательной задачи определяющим обычно является положение кисти, которая должна в определенный момент оказаться в определенном месте пространства. Благодаря большому числу степеней свободы верхней конечности кисть может попасть в нужную точку по разным траекториям и при различных соотношениях углов в плечевом, локтевом и лучезапястном суставах. Это многообразие возможностей позволяет выполнять двигательную задачу, начиная движение из различных исходных поз, однако оно же ставит ЦНС перед задачей выбора одного варианта из многих.

В сложной картине работы мышц часто можно выделить устойчивые сочетания их активности, используемые в различных движениях. Это уже упоминавшиеся синергии, основанные на врожденных или выработанных в процессе опыта связях, которые, являясь устойчивыми компонентами движений, упрощают управление сложными двигательными актами и помогают преодолеть избыточность количества мышц и числа степеней свободы.

При совершении одного и того же, даже простого движения, организация мышечной деятельности в сильной степени зависит от вмешательства немускульных сил, в частности внешних по отношению к человеку. Так, при ударе молотком, когда к массе предплечья добавляется масса молотка, и, следовательно, увеличивается роль инерции, разгибание предплечья совершается по типу баллистического движения. Аналогичное по кинематике движение при работе напильником, когда основной внешней силой является трение, совершается путем непрерывной активности мышцы на протяжении всего разгибания. Если первое из этих двух движений является в основном предпрограммированным, то во втором велика роль обратных связей.

7. ВЫРАБОТКА ДВИГАТЕЛЬНЫХ НАВЫКОВ

Совершенствование двигательной функции в онтогенезе происходит как за счет продолжающегося в первые годы после рождения созревания врожденных механизмов, участвующих в координации движений, так и в результате научения, т.е. формирования новых связей, которые ложатся в основу программ тех или иных конкретных двигательных актов. Координация новых непривычных движений имеет характерные черты, отличающие ее от координации тех же движений после обучения.

Ранее уже говорилось, что обилие степеней свободы в опорно-двигательном аппарате, влияние на результат движения сил тяжести и инерции осложняют выполнение любой двигательной задачи. На первых порах обучения ЦНС справляется с этими трудностями, нейтрализуя помехи с помощью дополнительных мышечных напряжений. Мышечный аппарат жестко фиксирует суставы, не участвующие в движении, и активно тормозит инерцию быстрых движений. Такой путь преодоления помех энергетически невыгоден и утомителен. Использование обратных связей еще несовершенно – коррекционные посылки, возникающие на их основе, несоразмерны и вызывают необходимость повторных дополнительных коррекций.

Мышцы-антагонисты даже тех суставов, в которых совершается движение, активируются одновременно: в циклических движениях мышцы почти не расслабляются. Кроме того, возбуждены также многие мышцы, не имеющие прямого отношения к данному двигательному акту. Движения, совершаемые в таких условиях, напряжены и неэстетичны (например, движения человека, впервые вышедшего на коньках на лед).

Как показал Н.А. Бернштейн, по мере обучения вырабатывается такая структура двигательного акта, при которой немышечные силы включаются в его динамику, становятся составной частью двигательной программы. Излишние мышечные напряжения при этом устраняются, движение становится более устойчивым к внешним возмущениям. На электромиограммах видна концентрация возбуждения мышц во времени и пространстве, периоды активности работающих мышц укорачиваются, а количество мышц, вовлеченных в работу, уменьшается. Это приводит к повышению экономичности мышечной деятельности, а движения становятся более плавными, точными и непринужденными.

Важную роль в обучении движениям играет рецепция, особенно проприоцепция. В процессе двигательного научения обратные связи используются не только для коррекции движения по его ходу, но и для коррекции программы следующего движения на основе ошибок предыдущего.

8. СХЕМА ТЕЛА И СИСТЕМА ВНУТРЕННЕГО ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

В настоящее время большинство специалистов согласно, что взаимодействие организма с внешней средой строится на основе модели внешнего мира и модели собственного тела, строящихся мозгом.

Необходимость внутренних моделей для управления движениями связана со спецификой сенсомоторной системы.

1. Большинство рецепторов расположено на подвижных звеньях тела – следовательно, они собирают информацию в собственных локальных системах координат. Для того чтобы воспользоваться этой информацией, ее нужно преобразовать в единую систему координат или, как минимум, обеспечить возможность двухсторонних переходов.
2. Для управления движениями мозгу необходимы величины, которые не содержатся непосредственно в первичных сигналах рецепторов. К подобным величинам относятся такие, как длины кинематических звеньев, положения парциальных и общего центра масс. Кроме того, в первичных сенсорных сигналах не содержатся самые общие сведения о кинематической структуре тела: количестве и последовательности звеньев, числе степеней свободы и объеме движений в суставах.
3. Ход выполнения движения оценивается путем сравнения реальной афферентации с ожидаемой (эфферентная копия). Для многосвязных кинематических цепей, оснащенных рецепторами разных модальностей, эфферентная копия оказывается достаточно сложной, и для ее построения также требуется внутренняя модель.

Вывод о наличии в ЦНС модели собственного тела был впервые сделан на основе клинических наблюдений фантома ампутированных, известного с глубокой древности. Человек, утративший конечность, в течение длительного времени субъективно

продолжает ощущать ее присутствие. Речь идет не о редком феномене, проявляющимся в исключительных ситуациях: фантом после ампутации наблюдается более чем в 90% случаев. Описаны случаи фантома у детей и при врожденном отсутствии конечности. Это означает, что по меньшей мере некоторые элементы внутренней модели или, как ее называют, «схемы тела», относятся к врожденным.

Характерные черты ампутационного фантома могут быть воспроизведены на здоровом человеке при выключенном зрении, в условиях блокады проведения импульсов, поступающих в мозг от кожных, суставных и мышечных рецепторов руки по чувствительным нервам. Блокировать чувствительность можно, вводя анестетик в плечевое сплетение или временно останавливая кровоток в руке (ишемическая деафферентация). Оказалось, что в этих условиях наблюдается своего рода «экспериментальный фантом», рассогласование реального и воспринимаемого положения конечности, достигающее порой значительных величин [Гурфинкель, Левик, 1991a]. Когда испытуемого просили совершить движение ишемизированной рукой, он планировал его, исходя из того, как в данный момент рука была представлена в системе внутреннего представления, а не из ее реального положения.

В условиях ишемической деафферентации, несмотря на отсутствие проприоцептивного притока, не возникает ощущения «исчезновения» руки либо ее дистальных звеньев. Это означает, что в ЦНС имеется своего рода список звеньев тела, составляющие которого обладают консерватизмом и устойчивостью к разного рода изменениям периферии. Сохранение кинестатических ощущений можно объяснить тем, что осознание положения кинематических звеньев происходит не на основе «сырой» афферентации, а на базе сложной информационной структуры – «схемы конечности», ее внутренней модели. При изменении или резком снижении афферентации нарушается «привязка» этой модели к физическому пространству, может наблюдаться и дрейф отдельных ее параметров, но сама модель сохраняется и служит базой для восприятия конечности и планирования ее движений.

Другим источником представлений о схеме тела явились клинические наблюдения, показывающие, что некоторые формы церебральной патологии, особенно поражения правой теменной доли, приводят к возникновению стойких искаженных представлений о собственном теле и окружающем пространстве. Среди этих нарушений встречаются одностороннее игнорирование одной конечности или половины тела на пораженной стороне (контралатеральной по отношению к пораженному полушарию); аллестезия – восприятие стимулов, приложенных к больной стороне, как приложенных к здоровой стороне, отрицание дефекта, иллюзорные движения пораженных конечностей, отрицание принадлежности больному пораженных конечностей; ослабление осознания частей тела (асхематия и гемидеперсонализация); фантомные дополнительные конечности.

Разнообразие клинических проявлений, обусловленных нарушениями схемы тела, указывает на сложность выполняемых ею функций. Кроме того, видно, что все многообразие нарушений распадается на три группы: а) нарушение представлений о принадлежности частей тела; б) нарушение правильных представлений о форме, размерах и положении частей тела и в) иллюзорные движения.

С точки зрения схемы тела представляют интерес и исследования так называемых «измененных состояний сознания», возникающих у здоровых людей под действием галлюциногенов, гипноза, сенсорной депривации, во сне и т.д. Из всего многообразия феноменов измененного состояния сознания выделяют группу этиологически независимых, т.е. не зависящих от природы агента, вызвавшего такое состояние. Треть из

этих феноменов имеет непосредственное отношение к схеме тела и моторике. Люди, испытывавшие измененные состояния сознания, часто сообщают что-либо из далее перечисленного: граница между телом и окружением была размытой; опора представлялась качающейся; конечности казались больше, чем обычно; окружающие предметы были больше, чем обычно; тело исчезало; тело представлялось плавающим; окружение казалось нереальным; «я» и окружение представлялись единым целым; терялась возможность управлять движениями своего тела; части тела больше им не принадлежали. Из этого перечня видно, что и здесь можно выделить нарушения, связанные с восприятием целостности тела и его границ, размеров отдельных звеньев и нарушениями двигательных возможностей организма. В сравнении с клиническими проявлениями, характерными для органических поражений мозга, здесь можно выделить еще одну сторону, связанную с нарушениями взаимоотношений между телом и внешним пространством: плавание, качающаяся опора и др. (т.е. с трудностями в формировании системы отсчета).

Но, возможно, не стоит слишком сильно расширять перечень функций, выполняемых схемой тела, а отнести к ним только описание таких стабильных характеристик тела, как разделение на туловище и присоединенные к нему голову и конечности, последовательность и длины звеньев конечностей, число степеней свободы и объемы движений в суставах, расположение мышц и основных рецептивных полей. Без этого описания невозможен ни анализ поступающих от многочисленных рецепторов сигналов о теле (соместезия), ни реализация моторных программ. Задачу описания текущего положения тела и его конфигурации в рамках соответствующей системы отсчета целесообразно отнести к функциям системы внутреннего представления собственного тела. Такое разделение – это не просто вопрос терминологии, в его пользу говорит тесная связь между представлением собственного тела и окружающего (экстраперсонального) пространства, включая как общие закономерности формирования представления о теле и ближнем пространстве, так и во многом общий анатомический субстрат. Последнее подтверждается тем, что при поражениях определенных структур ЦНС нарушения восприятия пространства и собственного тела сопутствуют друг другу.

Подавляющая часть наших движений пространственно ориентированы, т.е. направлены на достижение определенной точки в пространстве. Пространственно ориентированной является и поза (относительно опоры, гравитационной вертикали и структуры зрительного окружения). Именно поэтому управление позой и движениями требует системы отсчета, в которой представлено как тело, так и окружающее пространство. Из физики известно, что всякое движение относительно, поэтому говорить о движении имеет смысл только в том случае, если указано, в какой системе отсчета это движение происходит. В последнее время изучением системы внутреннего представления и системами отсчета начали заниматься и нейрофизиологи. В результате появилось много экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что система внутреннего представления пространства реально существует и доступна изучению. Например, установлено, что можно мысленно манипулировать трехмерными объектами так же, как и их реальными физическими прототипами. Система внутреннего представления работает не просто с двухмерной проекцией предмета, аналогичной сетчаточному изображению, а с его трехмерной моделью. Это следует из опытов, в которых на экране человеку предъявляли два идентичных или зеркальных предмета в разной ориентации. Для того чтобы установить, одинаковы ли показанные предметы, мозг конструировал необходимый мысленный путь для преобразования (поворот или перемещение). Выбирался не случайный, а простейший и кратчайший путь. Время мысленного манипулирования линейно зависело от угла поворота, необходимого для того, чтобы привести объекты к одной ориентации. Индикатором процессов внутреннего моделирования двигательных актов может быть

усиление локального мозгового кровотока в двигательных центрах мозга, обнаруженное при многих типах мысленных движений. Так, избирательная активация кровотока в области классических речевых центров левого полушария наблюдается при невокализованной речи, например счете про себя.

В зависимости от того, выполняются ли движения относительно собственного тела или относительно системы координат, связанной с экстраперсональным пространством, изменяется активность нейронов в различных областях мозга.

Своеобразным клиническим подтверждением существования системы внутреннего представления служит «геминеглект», т.е. игнорирование пациентом половины своего тела и внешнего пространства (обычно левой) при поражениях правой теменной доли, несмотря на сохранность элементарных сенсорных и моторных функций. Геминеглект связывали с дефицитом внимания и нарушениями программирования движений, однако многие данные свидетельствуют о том, что дефект затрагивает именно систему внутреннего представления.

В классическом эксперименте пациента-миланца просили представить себя стоящим спиной к знаменитому собору в Милане и описать расположенную перед ним площадь. Пациент называл или рисовал только здания, находящиеся с правой стороны площади, игнорируя ее левую часть. Затем его просили представить себя стоящим на противоположной стороне площади лицом к собору и вновь описать открывающуюся панораму. Пациент опять описывал только правую половину площади, но при новой ориентации в сферу его внимания попадали здания, которые игнорировались в первом случае. Это означает, что внутренняя модель у пациента была полной, но он имел доступ только к одной половине этого представления, менявшейся в зависимости от ориентации его тела, т.е. от избранной системы отсчета. Таким образом, при операциях с внутренним представлением пространства проявлялся тот же дефект, что и при рассматривании реальных объектов.

Известные способы изучения системы внутреннего представления ориентированы главным образом на ее роль в восприятии. Однако в последнее время появились новые экспериментальные подходы, базирующиеся на традиционных методах физиологии движений, а не ориентированные исключительно на перцепцию и словесные отчеты. На осознаваемом уровне отражается лишь небольшая часть работы нервной системы при выполнении пространственно ориентированных действий. Поэтому можно полагать, что большинство интегративных действий, выполняемых внутренней моделью тела, протекает на подсознательном уровне. Примером таких действий могут служить описанные Р. Магнусом шейные и вестибулярные «позные» автоматизмы, участвующие в поддержании нормального положения тела и восстановлении нарушенного равновесия у животных. У здорового взрослого человека в состоянии покоя шейные влияния на мускулатуру туловища и конечностей незаметны, но выявляются на фоне тонических реакций, вызванных вибрационной стимуляцией мышечных рецепторов. У сидящего человека, стопы которого не имеют контакта с полом, вибрация ахилловых сухожилий вызывает двухстороннюю активацию четырехглавых мышц и разгибание ног в коленных суставах. Поворот головы относительно вертикальной оси сопровождается нарушением симметрии реакции: она усиливается на «затылочной» ноге и ослабляется на «подбородочной». Такая же реакция наблюдается в ответ на произвольный поворот головы при вибрации шейных мышц.

Известно, что вибрация сухожилия или брюшка мышцы с частотой, вызывающей активацию мышечных рецепторов растяжения, может приводить к возникновению

локального тонического вибрационного рефлекса – сокращению мышцы, подвергающейся вибрации. В результате возникает движение соответствующего звена. Если его предотвратить с помощью жесткой фиксации, то тонический вибрационный рефлекс, как правило, не развивается, зато появляется иллюзия движения звена в направлении, противоположном тому, в котором происходило бы реальное движение в отсутствие фиксации. Так, вибрацией соответствующих шейных мышц можно вызвать поворот головы, а при ее фиксации в среднем положении при той же вибрации у испытуемых создавалась иллюзия поворота головы в противоположную сторону.

При иллюзорном повороте асимметрия движения ног имела знак, соответствующий направлению иллюзии, причем она была выражена даже сильнее, чем при реальном повороте головы. Это показывает, что вибрационная стимуляция одних и тех же афферентов может оказывать прямо противоположное модулирующее влияние на тоническую активность мышц ног в зависимости от состояния системы внутреннего представления [Гурфинкель и др., 1991б].

Известен феномен изменения направления отклонения тела при гальванической вестибулярной пробе в зависимости от ориентации (поворота) головы. Оказалось, что сходный эффект можно получить и в том случае, когда вместо реального поворота головы вызывалась иллюзия такого поворота. Таким образом, «позные» автоматизмы модулируются внутренним представлением о конфигурации тела. Кроме того, система внутреннего представления должна включать также систему координат, в которой описываются ориентация и движение тела относительно внешнего пространства. В зависимости от ситуации и двигательной задачи организм может использовать систему отсчета, связанную с корпусом, с головой, с внешним пространством или с каким-либо подвижным объектом. Переход от одной системы координат к другой влияет не только на восприятие, но и на двигательные реакции, обычно относимые к автоматическим.

Так, медленные повороты корпуса относительно фиксированной в пространстве головы вызывают иллюзию движения головы относительно неподвижного корпуса. Это показывает, что система внутреннего представления склонна использовать систему координат, связанную с корпусом, и интерпретировать взаимный поворот головы и корпуса как вращение головы относительно неподвижного корпуса. Однако в условиях данного эксперимента можно вызвать переход от эгоцентрической системы координат (связанной с корпусом) к экзоцентрической (связанной с внешним пространством). Для этого испытуемого просили захватить рукой рукоятку, жестко закрепленную на массивном неподвижном столе. Информация о взаимном перемещении корпуса и рукоятки, а также априорное представление о том, что рукоятка несмещаемая, приводили к переходу от эгоцентрической системы координат к экзоцентрической – у испытуемого появлялись ощущения поворотов корпуса, который ранее воспринимался неподвижным, соответственно исчезали и ощущения поворотов головы.

Переход от одной системы координат к другой подтверждался не только субъективным отчетом испытуемого, но и ярко выраженными изменениями реакций глазодвигательного аппарата. Если вначале амплитуда движения глаз в направлении иллюзорного поворота головы превосходила амплитуду поворотов корпуса, то после захвата рукоятки она уменьшалась в 3–4 раза [Гурфинкель, Левик, 1995].

Итак, нейронная модель тела, механизмы построения систем отсчета, набор базисных моторных автоматизмов и алгоритмов их согласования составляют основу, на которой формируется внутреннее представление о собственном теле и окружающем пространстве. Система внутреннего представления играет ведущую роль в задачах переработки

сенсорной информации и реализации пространственно ориентированных движений. Реакции, которые на животных считаются классическими примерами рефлекторных «позных» автоматизмов, у человека в сильной степени определяются тем, как описывается взаимное положение головы, туловища и конечностей в этой системе. Такое описание требует определенной системы отсчета. Переход из одной системы координат в другую ведет к изменению интерпретации сенсорных сигналов и модификации двигательных реакций, возникающих в ответ на эти сигналы. Выбор системы отсчета во многом определяется априорными сведениями об объектах внешнего мира, с которыми человек поддерживает контакт (жесткость, несмещаемость и др.).

Глава 6 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПАМЯТИ

Научение может быть рассмотрено как последовательность сложных процессов, вовлекаемых в приобретение, хранение и воспроизведение информации (см. гл. 15). В результате научения происходит модификация поведения, а память проявляется как сохранение этой модификации.

Энграмма – след памяти, сформированный в результате обучения. Описание энграммы может быть выполнено как минимум по трем параметрам: динамике развития процессов, приводящих к становлению следа; параметру состояния энграммы, характеризующему ее готовность к воспроизведению; по устройству энграммы, характеризующему механизмы, которые лежат в основе ее создания. Эти три разных аспекта описания энграммы составляют основу трех направлений в изучении памяти. Первое исходит из принципа временной организации памяти и описывает динамику формирования энграммы в терминах кратковременного и долговременного хранения; второе, исключая временной компонент создания энграммы, оценивает степень ее готовности к воспроизведению; третье, анализируя нейронные и молекулярные механизмы памяти, может опираться как на принцип временной организации, так и на концепцию состояния энграммы.

1. ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАМЯТИ

Временная организация следа памяти подразумевает последовательность развития во времени качественно разных процессов, приводящих к фиксации приобретенного опыта. Основные понятия, которыми оперирует теория консолидации и другие теории, созданные в рамках концепции временной организации памяти, следующие: консолидация – процесс, приводящий к физическому закреплению энграммы, и реверберация – механизм консолидации, основанный на многократном пробегании нервных импульсов по замкнутым цепям нейронов. Длительность консолидации – интервал времени, необходимый для перехода следа памяти из кратковременного хранения, в котором он находится в виде реверберирующей импульсной активности, в долговременное, обеспечивающее длительное существование энграммы.

Основными в концепции временной организации являются понятия о кратковременной и долговременной памяти. Подразумевается, что при фиксации происходит смена одной формы существования энграммы на другую. Представления о кратковременной и долговременной форме существования следа базируется на предположении о разных нейрофизиологических, молекулярных, биохимических и морфофункциональных основах энграммы на разных стадиях ее жизни. Центральной проблемой в концепции временной

организации памяти является определение продолжительности периода консолидации энграммы и количества этапов ее становления.

Основной способ исследования временной организации памяти заключается в искусственном воздействии на один из предполагаемых этапов становления энграммы, поэтому такое широкое применение получил метод экспериментальной ретроградной амнезии. Экспериментальная ретроградная амнезия вызывается самыми разными воздействиями. Прошло много времени с тех пор, как К.Р. Дункан [Duncan, 1949] и Р.В. Джерард [Gerard, 1963] впервые сообщили о том, что электросудорожный шок влияет на хранение недавно приобретенного опыта. С тех пор накопленные данные не оставляют сомнения в том, что не только электрошок, приводящий к драматическим последствиям, но и электрическая стимуляция весьма малой интенсивности может влиять на память. Многочисленные экспериментальные данные показывают, что электрическая стимуляция может и усиливать, и прерывать хранение следа.

1.1. Градиент ретроградной амнезии

Зависимость эффективности модуляции памяти от интервала времени между обучением и применением амнестического агента характеризует градиент ретроградной амнезии. Градиент ретроградной амнезии показывает эффективность данного воздействия по отношению к сохранению энграммы. Было установлено, что интервал времени, в течение которого след памяти уязвим для действия амнестических агентов, меняется в зависимости от условий эксперимента и вида используемого воздействия (при одном и том же виде обучения). Нарушение памяти зависит от места приложения стимула, его интенсивности и интервала времени, прошедшего после обучения.

Из исследований градиента ретроградной амнезии можно сделать вывод: эффективность определенного амнестического воздействия изменяется обратно интервалу времени, прошедшего от момента применения данного агента, и прямо пропорционально его силе. Каждый параметр амнестического воздействия и каждый вид амнестических агентов демонстрирует наличие «своего» градиента ретроградной амнезии. Именно поэтому амнестический градиент демонстрирует только уязвимость определенной фазы существования энграммы для характеристик влияющего на память воздействия. Результаты опытов показывают множество амнестических градиентов для одной и той же энграммы.

1.2. Стадии фиксации памяти

Гипотеза о двух последовательно развивающихся следах. Согласно гипотезе, формирование энграммы осуществляется в два этапа: первый характеризуется неустойчивой формой следа и существует в течение непродолжительного периода. Это этап кратковременной памяти. Именно на этом этапе след уязвим для действия модулирующих память влияний. Второй этап – переход следа в устойчивое состояние, которое не изменяется в течение продолжительного периода, – это этап долговременной памяти. Фиксация энграммы осуществляется при помощи процесса консолидации. Консолидация начинает развиваться во время пребывания следа в фазе кратковременного хранения. Последовательная смена состояний следа является необходимым условием для фиксации энграммы. В завершённом виде гипотеза о двух последовательных этапах формирования следа памяти была сформулирована Д.О. Хеббом [Hebb, 1949] и Р.В. Джерардом [Gerard, 1963]. На основе экспериментальных фактов и клинических наблюдений были сформулированы основные положения теории консолидации энграммы.

1. Фиксацию следа памяти обеспечивает процесс консолидации.
2. След памяти тем устойчивее, чем больший интервал времени проходит от момента завершения обучения до момента предъявления амнестического агента.
3. След памяти можно разрушить, если он еще не консолидировался или консолидировался частично.
4. Прерывание процесса консолидации приводит к физическому уничтожению энграммы.
5. Разрушенный след памяти не восстанавливается, так как действие амнестических агентов необратимо.

Гипотеза одного следа и двух процессов. Эта гипотеза была предложена Дж. Л. Мак-Го и П.Е. Гоулдом [McGaugh, Gold, 1976]. В основе ее лежит предположение о том, что при обучении развиваются два процесса – один из них специфический, инициируемый приобретенным опытом, а другой неспецифический. След памяти нестабилен до тех пор, пока неспецифическая физиологическая активность не закрепит состояние мозга, которое способствует научению и хранению следа. Неспецифические явления, сопровождающие научение и формирование следа, включают изменения уровня бодрствования и уровня определенных гормонов. Особенностью этой модели является отсутствие независимой кратковременной памяти. Согласно гипотезе, то, что обычно называют кратковременной памятью, является особым случаем существования следа, когда действие неспецифического компонента научения ослаблено или заблокировано. Так как проявление энграммы связано с деятельностью многих структур мозга, «чистый след» может оказаться за порогом воспроизведения. Это единственная гипотеза, в которой процесс образования энграммы и ее воспроизведения ставится в зависимость от общего состояния ЦНС. В качестве энграммы в данной гипотезе выступает совокупность явлений, прямо и косвенно участвующих в процессе следообразования, а само следообразование рассматривается как специфический процесс. Остальные процессы, выполняющие регуляторную функцию, рассматриваются как неспецифические.

Гипотеза о трех последовательных этапах фиксации энграммы. Идентификация стадий формирования памяти при действии различных фармакологических средств и ингибиторов синтеза белков привела к предположению о существовании не двух, а трех последовательных этапов в закреплении энграммы. В основе такого «трехкомпонентного» подхода лежат результаты опытов, в которых изучалось действие ингибиторов синтеза белков через разное время после обучения, и предположение о том, что каждая стадия фиксации имеет особое метаболическое обеспечение. Так, например, обнаружено, что интрацеребральное введение хлористого лития или хлористого калия вызывает развитие ретроградной амнезии уже через 5 мин после обучения. В случае введения перед обучением ингибитора Na⁺, К-АТ Фазы оуабаина амнезия возникает только через 15 мин после обучения. Если применяется ацетоксициклогексимид, то амнезия обнаруживается только через 30 мин после обучения [Gibbs, Ng, 1977]. Авторы сделали вывод о существовании трех стадий развития энграммы. К аналогичному заключению на основании результатов экспериментов о влиянии на научение интрацеребральных инъекций оуабаина и этакриновой кислоты перед выработкой условной пищевой реакции пришел и другой исследователь – М. Марк (см. в [Кругликов, 1994]). Не обучившиеся в течение опытного сеанса цыплята при тестировании через 30 мин – 1 час вели себя так же, как и обученные. Оуабаин и этакриновая кислота не воспрепятствовали формированию следа в долговременной памяти, в то же время полностью исключив реализацию

поведения, основанного на кратковременной памяти. Очевидно, что количество фаз фиксации определяется специфичностью применяемых воздействий, что показано в более поздних исследованиях взаимоотношений биохимических процессов, развивающихся при обучении, с динамикой формирования следа памяти.

1.3. Кратковременная и долговременная память

Развитие концепции временной организации памяти затрудняется нечеткостью и расплывчатостью основных понятий, на которые опирается теоретическая конструкция.

Понятие о кратковременной и долговременной памяти является общим для всех теорий, опирающихся на концепцию временной организации. Именно поэтому особенно важно найти критерий для определения принадлежности энграммы к той или иной стадии ее развития. Естественно, что в рамках временного подхода критериями являются «времена жизни» энграммы в определенной форме хранения. Тем не менее отсутствуют объективные критерии для определения принадлежности следа к кратковременной или долговременной памяти – по мнению одних исследователей, в кратковременной памяти след удерживается от нескольких секунд до нескольких часов, а в долговременной – от нескольких часов до нескольких дней, после чего переходит в постоянное хранение. Согласно другим представлениям, в кратковременной памяти след находится несколько секунд, а в долговременной – от нескольких секунд до нескольких лет.

Основные характеристики кратковременной памяти следующие:

1. Кратковременная память необходима для перехода следа в долговременную память.
2. Содержимое кратковременной памяти быстро угасает (оно может быть разрушено различными амнестическими воздействиями).
3. Объем кратковременной памяти ограничен, в отличие от долговременной памяти, которая практически постоянна, а объем ее неисчерпаем [Hebb, 1949; Gerard, 1963].

2. СОСТОЯНИЯ ЭНГРАММЫ

В опытах были получены факты, которые невозможно объяснить, оставаясь в кругу представлений временной организации памяти – действие амнестических агентов не приводит к физическому уничтожению следов памяти, о чем свидетельствует обнаружение спонтанных восстановлений энграммы (восстановлений специально разработанными методами). Кроме того, продемонстрировано развитие ретроградной амнезии для «старых», заведомо прошедших период консолидации энграмм.

2.1. Спонтанное восстановление памяти

Факты о спонтанном восстановлении памяти после действия амнестического электрошока были известны еще в 50-е гг. (см. в [Греченко, 1979]). Сообщалось о восстановлении навыка после применения электрошока при обучении животных пробегать Т-лабиринт. Восстановление памяти было обнаружено и после применения множественных электрошоков: через 4 дня развивалась ретроградная амнезия, но в следующих проверках, которые выполнялись через 30, 60 и 90 дней после обучения, обнаружено полное восстановление следа памяти. Восстановление следа памяти характеризуется градуальностью. Так, спонтанное восстановление энграммы, сформированной при

обучении с одной попытки, наблюдается уже при тестированиях через 3, 48 и 24 ч. Полное восстановление энграммы происходит через 48 ч.

Результаты, полученные многими исследователями, показывают, что динамика восстановления памяти может быть чрезвычайно сложной. Например, при тестированиях состояния памяти через 24, 48 и 72 ч, через 1, 2, 4 и 6 недель восстановление энграммы обнаружено через 48 ч, 1 и 4 недели, а через 24 и 72 ч и 2 и 6 недель показана ретроградная амнезия (каждая группа животных подвергалась тестированию только один раз) (см. в [Греченко, 1979]).

2.2. Восстановление энграммы действием второго электрошока

Многие исследователи сообщили о восстанавливающем действии вторично предъявленной комбинации «наказание (стимул, который применяется при обучении) – электрошок» (см. в [Doty, 1969]). Обнаружено, что если на следующий день после предъявления амнестического агента животному снова повторить эту комбинацию, то произойдет восстановление навыка. Восстанавливающий эффект комбинации «наказание – электрошок» сохраняется даже через 2 недели после развития ретроградной амнезии. Это действие вторично предъявленной комбинации неспецифично по отношению к виду амнестического агента. М. Нечман и Р.О. Мейнике показали, что если в качестве амнестического агента использовать двуокись азота, то ее повторное применение в сочетании с отрицательным подкреплением также окажется эффективным для восстановления памяти (см. в [Греченко, 1979]).

2.3. Восстановление памяти методом напоминания

В работе Р.Дж. Коппенаала и др. [Korpenaal et al., 1967] был впервые применен метод «напоминания». Он заключается в том, что перед тестированием сохранения навыка животным предъявляли электрическое раздражение, сила которого значительно меньше силы «наказания», которое применяли при обучении, и не обладает дополнительным обучающим эффектом. Восстанавливающее действие «напоминания» не зависит от интервала времени между тестированием и предъявлением «напоминания». «Напоминание» обладает специфическим действием в отношении повторной активации энграммы, сформированной в предыдущем обучении, а затем депрессированной электрошоком. Показано, что обстановка, в которой животное находится после эксперимента, может выполнять роль «напоминания». Обнаружено также, что «наказание» и «напоминание» могут иметь разную физическую природу [Греченко, 1979; Кругликов, 1981].

Результаты опытов подтверждают, что электрошок переводит энграмму в латентное состояние. «Напоминание» может выполнять функцию стимула, активирующего энграмму.

2.4. Восстановление памяти методом ознакомления

Если перед обучением животное поместить в экспериментальную камеру и дать возможность свободно передвигаться по ней, то после применения амнестического агента ретроградная амнезия не возникает [Miller et al., 1969]. Опыты показали, что существует оптимальное время пребывания животных в экспериментальной камере до обучения. Это влияние на устойчивость следа памяти получило название эффекта «ознакомления». Применение «ознакомления» в экспериментах по изучению стабильности следа памяти оказалось эффективным способом восстановления энграммы после применения

амнестического воздействия и предоставило новые факты, которые не могли получить объяснения с позиций концепции временной организации памяти.

В экспериментах показана эффективность «ознакомления» для задач, мотивированных страхом и голодом. Применение этого метода привело к сокращению времени от момента завершения обучения до применения амнестического электрошока, вызывающего ретроградную амнезию. Оно уменьшилось до 200 мс. Но и при столь малом интервале времени предварительное «ознакомление» животных с экспериментальной камерой приводило к предотвращению нарушения памяти.

Результаты применения специальных методов восстановления памяти, депрессированной применением амнестических агентов, показывают, что ни один из известных в настоящее время агентов не может полностью разрушить однажды сформированный след памяти, а причина ретроградной амнезии заключается в нарушении воспроизведения энграммы.

2.5. Ретроградная амнезия для реактивированных следов памяти

Обнаружено, что после перехода памяти в долговременное хранение можно вызвать ретроградную амнезию. В опытах изучали действие электрошока на навык, сформированный несколько дней назад. Перед применением амнестического воздействия производилась реактивация энграммы – для этого применялось «напоминание» (см. ранее). Тестирование показало развитие ретроградной амнезии для «старого» следа памяти. Результаты экспериментов приводят к предположению о том, что для амнестического воздействия достигаемы следы памяти, находящиеся в момент применения агента в активном состоянии, которое характеризует готовность энграммы к воспроизведению. Развитие ретроградной амнезии повторно активированной энграммы показано во многих работах, выполненных на животных и на людях [Mactatus, 1979]. Следы «старой» памяти, реактивированной экспозицией установки, в которой проводилось обучение, также чувствительны к действию амнестического агента. Новая энграмма депрессируется только действием сильного амнестического агента. Уязвимость следа памяти определяется его состоянием.

2.6. Основное положение теории активной памяти

Основные положения концепции активной памяти заключаются в следующем.

Память выступает как единое свойство, т.е. не существует разделения на кратковременную и долговременную. Временной градиент ухудшения памяти показывает влияние на воспроизведение энграммы. При обучении фиксация памяти происходит во время обучения. Динамика научения отражает и динамику фиксации памяти. Память существует в активной форме, готовой к реализации в данный момент времени, и в пассивной – не готовой к непосредственному воспроизведению. Воспроизведение энграммы, извлеченной из активной памяти, может блокироваться применением амнестического агента. В этом заключается причина ретроградной амнезии. Ретроградная амнезия возникает только для энграмм, находящихся в активном состоянии в момент применения амнестического агента. Активная память – совокупность активных энграмм. О состоянии энграммы можно судить только по результатам воспроизведения. Активная энграмма существует на уровне электрической активности нейронов (доказательством являются опыты по ретроградной амнезии – страдает след памяти, только что сформированный или реактивированный и потому имеющий электрофизиологический эквивалент). Электрошок изменяет электрическую активность нервных клеток, и воспроизведение энграммы по этой причине становится невозможным. В опытах на

отдельных нейронах показано, что электрошок приводит к нарушениям процессов электрогенеза и потере химической чувствительности, что вызывает нарушение функции коммуникации между нейронами. Электрошок не только дезорганизует паттернизированную электрическую активность – он нарушает функциональную целостность электровозбудимой мембраны. Следует отметить, что изменения активности нейронов носят временный характер. После восстановления нормальной электрической активности нейронов происходит и восстановление памяти. Для воспроизведения энграммы нужна нормальная электрическая активность. После применения амнестических агентов след памяти не воспроизводится, потому что нарушены средства его выражения – электрические процессы определенных нейронов, участвующих в воспроизведении энграммы.

Организация активной памяти. Вся память рассматривается как постоянная и долговременная. Некоторая часть долговременной памяти становится активной в требуемый ситуацией момент времени. Другая ее часть находится в латентном или неактивном состоянии и потому является недоступной для реализации. В зависимости от условий формирования энграммы новые следы памяти могут поступать в хранение в активном или неактивном состоянии (см. ранее). Активная энграмма – след памяти, находящийся в состоянии, готовом для реализации в поведении и существующий на уровне электрической активности определенных нервных элементов. Часть энграмм в требуемые ситуацией моменты времени реактивируется и переходит в активное состояние, доступное для актуализации. Реактивация может происходить как спонтанно, так и под влиянием различных внутренних и внешних факторов. О состоянии энграммы можно судить только по результатам тестирования.

Долговременная память организована в систему, в которой вновь приобретенный опыт занимает определенное место. Память усиливается и дополняется в течение всей жизни. Если новая энграмма вошла в систему памяти, то для ее актуализации достаточно не только ее непосредственной активации, но и активации через «подсказку». Память проявляется в возможности модифицировать поведение в зависимости от прошлого и настоящего опыта. Всякий раз повторно активированная энграмма отличается от нее самой, воспроизведенной на другом отрезке времени в прошлом (см. гл.14).

Концепция состояний памяти свободна от условного деления на кратковременную и долговременную и потому может объяснять феномены, которые остаются непонятными с точки зрения временного подхода к организации памяти. То, что принято называть кратковременной памятью, является активной частью памяти, в которой в определенных ситуациях доминирует вновь приобретенный опыт. Именно поэтому законы, сформулированные исследователями для кратковременной памяти, остаются справедливыми, так как они характеризуют новую часть активной памяти.

3. ГИПОТЕЗА О РАСПРЕДЕЛЕННОСТИ ЭНГРАММЫ

Опыты с локальными раздражениями мозга показали, что развитие ретроградной амнезии при стимуляции определенной структуры зависит от интервала времени, прошедшего от момента завершения обучения до применения амнестического агента. Разные участки мозга эффективны для нарушения памяти через разное время. Обнаружено перемещение таких критических точек по структурам мозга и по ядрам одной структуры. Возникает предположение о том, что след памяти через разное время реализуется разными нейронами. «Плавание» энграммы по структурам мозга отражает принцип организации памяти.

3.1. Распределенность энграммы в опытах с локальными раздражениями мозга

Исследования, выполненные с использованием электрошоков, которые вызывают развитие электрической судорожной активности, показывают сложную динамику перемещений активной энграммы по структурам мозга. Для понимания механизмов формирования следа памяти большое значение имеет локальное электрическое раздражение определенных структур, которое позволяет получить модуляцию памяти при низких интенсивностях электрического раздражения. Регистрация электрической активности показывает, что действие таких токов затрагивает только активность нейронов, расположенных в непосредственной близости от стимулирующих электродов. Такой метод наиболее перспективен для получения знаний о нейроанатомической локализации энграммы.

Эффективность электрического раздражения одной и той же структуры мозга изменяется в зависимости от интервала времени, прошедшего после обучения [McGaugh, Gold, 1976]. В то же время через разное время после обучения критичной для нарушения памяти становится стимуляция разных структур мозга. Было выдвинуто предположение о существовании специальных нейронных систем, обеспечивающих кратковременную и долговременную память. Для идентификации таких нейронных систем были использованы локальные раздражения разных структур головного мозга: ретикулярной формации среднего мозга, гиппокампа и миндалины [Kesner, Conner, 1972, 1974; Wilburn, Kesner, 1972; McGaugh, Gold, 1976]. Стимуляция токами малой силы гиппокампа, миндалины, срединного центра у кошек или хвостатого ядра у крыс прерывает долговременную память для задач, пассивного избегания (имеются в виду энграммы, сформированные за несколько часов до электрической стимуляции). Раздражение ретикулярной формации приводит к нарушению кратковременной памяти, хвостатого ядра – кратковременной и долговременной, миндалины и гиппокампа – долговременной. Предполагается, что кратковременная и долговременная память развиваются параллельно и обеспечиваются разными нейронными системами.

В опытах с экстирпациями различных участков мозга было показано участие разных областей в кратковременной памяти. «Хотя наиболее отчетливые и стойкие нарушения поведения животных были связаны с разрушением префронтального неокортекса, тем не менее эффективными оказались и повреждения таких структур, как хвостатое ядро и другие базальные ядра, гиппокамп, септум, ядра таламуса, височная кора, ретикулярная формация среднего мозга. Использование методов электростимуляции подтвердило эти данные и позволило обнаружить ряд новых фактов, которые принципиально не могли быть получены путем разрушений или охлаждения мозговых образований. Выяснилось, что эффективность изолированного раздражения исследуемой зоны мозга (в смысле ухудшения правильности выполнения животным отсроченной задачи) различна в зависимости от того, в какой момент отсрочки производится раздражение» [Мордвинов, 1982, с. 169]. Функциональное значение одной и той же структуры мозга изменяется в различные моменты времени. Эти изменения говорят о существовании временного паттерна взаимодействий между отдельными структурами мозга, о подвижности самого мнестического процесса и о критической необходимости участия определенной структуры в различные моменты реализации энграммы в зависимости от интервала времени после обучения.

Удаляя определенные участки мозга, исследователи пытались понять, насколько они необходимы для процессов обучения и памяти. Оказалось, что даже при экстирпации значительных участков мозга обучение происходило, а память нарушалась относительно

мало [Лешли, 1933; Беленков, 1980; Мордвинов, 1982]. Именно поэтому К.С. Лешли пришел к выводу о том, что «памяти нигде нет, но в то же время она всюду». Экстирпации, выполняемые в лабораторных условиях на животных и в клинике во время нейрохирургических операций на мозге человека, предоставили много фактов, говорящих о том, что удаление определенных областей мозга специфически влияет как на состояние «старых» энграмм, так и на способности к приобретению «новых».

3.2. Распределенность энграммы по множеству элементов мозга

Представление о том, что след памяти не имеет определенной локализации, а считывается с нейронов разных структур мозга в зависимости от обстоятельств, подтверждено экспериментами. Факты, полученные в опытах, указывают на принцип распределенности энграммы как основу организации памяти. Анализ экспериментальных данных дает возможность говорить не об единственном пункте локализации памяти, а об определенном множестве таких мест, размещенных по различным структурам мозга. Полученные факты демонстрируют изменчивость их пространственного расположения. При выполнении животными отсроченной задачи происходит перемещение функционально активных пунктов (локусов) мозга, содержащих критичные для реализации энграммы нервные клетки [Мордвинов, 1982]. А. Дж. Флекснер предполагал, что энграмма распространяется по структурам мозга, когда след памяти «стареет» [Deutsch, 1969]. Конфигурация ансамбля активно действующих локусов не остается застывшей, а изменяет пространственную структуру в зависимости от потребностей регуляции целостного поведения в данный отрезок времени. Это дает основание для принятия принципа динамичности в организации морфофункциональной системы обеспечения процессов кратковременной памяти.

Принцип динамичности предполагает нестабильность самой системы во времени. Нестабильность определяется текущими изменениями функциональной значимости образующих систему мозговых структур в ходе реализации энграммы. Топография системы, обеспечивающей воспроизведение, меняется от момента к моменту. Мы предполагаем, что эти изменения связаны с достижением максимума активности энграммами иных элементов, расположенных в других структурах. Постоянная смена активностей следа памяти на разных элементах системы является причиной постоянного «блуждания» активных мнестических центров.

Нейрофизиологические исследования распределенности энграммы. В опытах на изолированных нейронах виноградной улитки обнаружены клетки, у которых формирование следа памяти происходит во время ассоциативного обучения, так что после определенного числа сочетаний условного и безусловного стимула формируется энграмма, достигающая уровня актуализации по электрофизиологическим показателям (рис. 6.1). Количество таких нейронов относительно невелико – менее 15% от общего количества зарегистрированных в ситуации ассоциативного обучения (687 нейронов). Более 80% клеток продемонстрировали феномен отсроченного обучения – он заключался в том, что во время предъявления ассоциированных стимулов ответ на «условный» стимул или не изменялся, или же ухудшался при любой частоте предъявления пары. Основная особенность заключалась в том, что увеличение ответа на «условный» стимул после обучения развивалось постепенно (рис. 6.2). [Grechenko, 1993]. Достижение максимальной величины ответа, которая зависит от количества предъявленных сочетаний и от количества проведенных циклов обучения, у разных клеток происходит через неодинаковое время. После выполнения первой серии, состоявшей из предъявления 15–20 пар ассоциированных стимулов, время достижения максимальной величины ответа на условный стимул составляло от 5 до 40 мин (см, рис. 6.2). Опыты на идентифицированных

нейронах показали, что независимо от вида ассоциируемых стимулов и от особенностей предъявления сочетаний данный конкретный нейрон всегда обучается по одному и тому же способу – или во время обучения, или отсроченно. Это качество является его индивидуальной характеристикой в отношении данного вида обучения. (В опытах использовали ассоциации стимулов, адресованных различным структурам клетки, – два внутриклеточных деполяризационных стимула, активирующих пейсмекерный механизм, или электровозбудимые мембраны и две микроаппликации медиатора, или микроаппликацию медиатора в комбинации с электрическим стимулом.) По-видимому, в основе этого феномена лежат особенности внутриклеточных процессов, опосредующих ассоциативное обучение, и эти процессы различны по скорости своего развития.

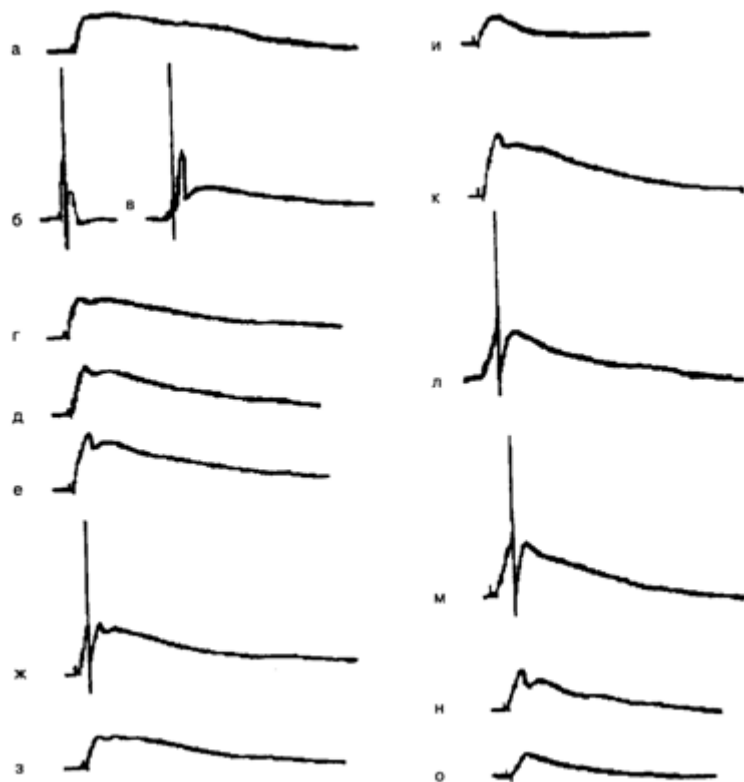


Рис. 6.1 . Формирование условного ответа при сочетании микроаппликации ацетилхолина (АХ) с электрическим деполяризационным импульсом тока (0,36 нА, 100 мс):

а– исходный ответ на микроаппликацию АХ (УС) в локус 1; б – ответ нейрона на деполяризационный стимул, используемый в качестве подкрепления (БС). Сила тока 0,36 нА, длительность 100 мс; в – сочетание АХ и БС, интервал от начало микроаппликации до начала действия БС 50 мс, частота предъявления сочетаний 1 раз в 2–3 мин; Г– ответ нейрона на изолированное предъявление АХ после 8 сочетаний УС–БС; Д – ответ нейрона после 12 сочетаний; е – ответ нейрона на АХ после 20 сочетаний; ж, з – ответ нейрона через соответственно 5 и 25 мин после предъявления 20 сочетаний; н – ответ нейрона на микроаппликацию АХ в локус 2 (ответ получен до проведения обучения в локусе 1); к– ответ нейрона на АХ после 8 сочетаний УС–БС во второй серии; л– ответ нейрона на АХ в локусе 1 после 20 сочетаний во второй серии; м, н – ответ нейрона на АХ через соответственно 30 и 40 мин после обучения; о – ответ нейрона на АХ в локусе 2 после достижения максимального ответа в локусе 1(л). Калибровка: 10 мВ, 1 с

Время сохранения следа памяти в состоянии наивысшей активности на изолированных нейронах не слишком велико – так, после выполнения первой серии обучения у клеток,

обучающихся во время предъявления ассоциированных стимулов, оно не превышает 20 мин, а у отсроченно обучающихся нейронов – 40 мин. Время достижения максимума ответа после выполнения второй и последующих серий обучения изменяется. У нейронов первой группы все события развиваются традиционно – при выполнении каждой следующей серии требуется все меньшее количество ассоциированных стимулов, а время сохранения следа на максимальном уровне актуализации увеличивается (после выполнения 2–4 серий оно может достигать 90 мин). У нейронов же второй группы выполнение каждой следующей серии значительно продлевает время «жизни» следа – после второй серии оно может увеличиться в 2 раза – и, как ни удивительно, увеличивает время достижения максимальной активности следа памяти. Например, если след после первой серии обучения достигал наиболее высокого уровня актуализации через 10 мин, то после второй или третьей серии – только через 30–40 мин. Кажется вероятным, что такие характеристики пластичности нейронов могут лежать в основе распределенности энграммы по популяции клеток, опосредующих конкретную форму поведения. Воспроизведение следа памяти через разное время после обучения происходит с различных нейронов, отличающихся временными характеристиками достижения максимальной активности, инициированной обучением.

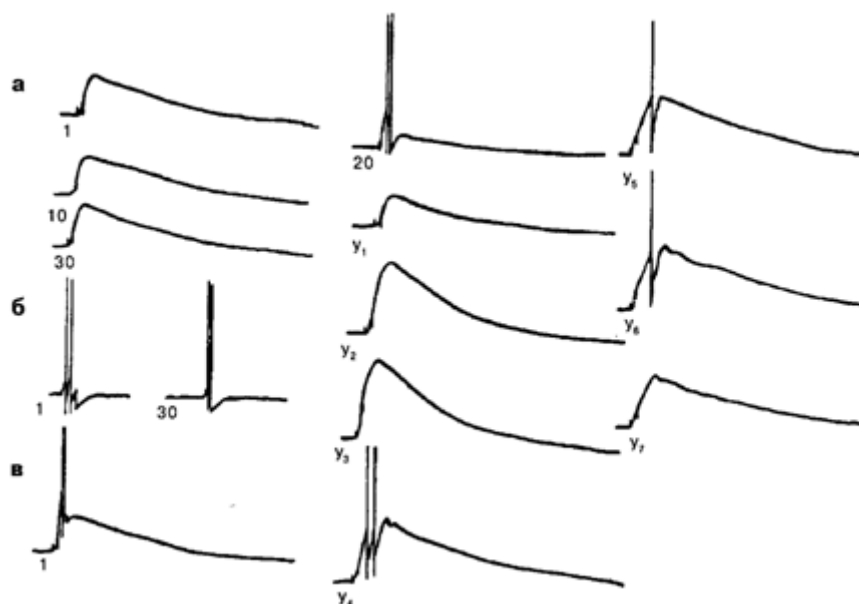


Рис. 6.2. Отсроченное обучение на нейроне ЛПа3 при сочетании микроаппликаций АХ с электрическим деполяризационным стимулом, вызывающим генерацию ПД:

а – исходный ответ нейрона на микроаппликацию АХ (1), ответ на АХ при повторных микроаппликациях на 10-е и 30-е применение. Частота микроаппликаций 1 раз в 2–3 мин; б – ответ нейрона при повторных предъявлениях БС с частотой 1 раз в 2–3 мин. Сила стимула 2,5 нА, длительность 100 мс: показан ответ нейрона на 1-е и на 30-е предъявление; в – формирование условного ответа при сочетании АХ с электрическим предъявлением. Интервал между УС и БС равен 10 мс: 1 – ответ нейрона на первое сочетание УС–БС; 20 – на 20-е предъявление УС–БС; Y1 – ответ нейрона на АХ через 3 мин после 20 сочетаний; Y2 Y3 Y4, Y5 Y6 Yz – ответ нейрона через 10, 30, 40, 90, 120 и 150 мин после пятой серии сочетаний соответственно. Калибровка: 10 мВ, 1 с

Факты, полученные в опытах на изолированных нейронах, совпадают по существу с данными экспериментов, проведенных на полуинтактном препарате улитки [Максимова, Балабан, 1983]. В частности, для командного идентифицированного нейрона ЛПа3 в этих опытах получили весьма похожие временные параметры актуализации активной

энграммы – около 90 мин после выполнения трех серий предъявлений ассоциированных стимулов. (В опытах изучали условную пассивно-оборонительную реакцию.) Так как на поведенческом уровне этот условный ответ обнаруживается непосредственно после обучения, то, следовательно, он осуществляется ансамблем нервных клеток, в котором не участвует командный нейрон ЛПаЗ (его энграмма актуализируется отсроченно). Это наблюдение заставляет предполагать, что в зависимости от времени, прошедшего после обучения, реализацию следа памяти осуществляют разные по своему составу нейронные ансамбли. Изменение элементов системы обеспечивает функциональную неоднородность энграммы, воспроизводимой через разное время после обучения.

4. ПРОЦЕДУРНАЯ И ДЕКЛАРАТИВНАЯ ПАМЯТЬ

В последнее время стало приобретать все большее значение представление о множественности систем памяти. Это представление сформировалось на основе данных, полученных при исследовании больных с различными поражениями мозга, а также в опытах на здоровых испытуемых, выполненных с использованием регистрации вызванных потенциалов, и в опытах на животных с различными повреждениями мозговых структур.

Эти системы памяти имеют разные оперативные характеристики, участвуют в приобретении знаний разного рода и осуществляются разными мозговыми структурами. Исследователи предположили, что переработка по крайней мере двух видов информации ведется в мозгу раздельно и каждый из этих видов хранится также отдельно [Squire, 1994]. Упомянутые ранее данные, полученные как на амнезированных пациентах, так и на людях с обычной памятью и на животных, позволили разделить системы памяти на две большие группы; процедурную и декларативную память.

Процедурная память – это знание того, как нужно действовать. Процедурная память, вероятно, развивается в ходе эволюции раньше, чем декларативная. Привыкание и классическое обусловливание – это примеры приобретения процедурной памяти. Процедурная память основана на биохимических и биофизических изменениях, происходящих только в тех нервных сетях, которые непосредственно участвуют в усвоенных действиях.

Декларативная память обеспечивает ясный и доступный отчет о прошлом индивидуальном опыте. В отличие от имплицитной процедурной памяти, она является эксплицитной, сознательной. Память на события и факты включает запоминание слов, лиц и т.д. Содержание декларативной памяти может быть декларировано. Она зависит от интеграции в мозговых структурах и связей с медиальной височной корой и диэнцефалом, повреждение которых становится причиной ее нарушения. Организация декларативной памяти требует переработки информации в височных долях мозга и таламусе. Структурой, важной для декларативной памяти, является гиппокамп (включая собственно гиппокамп и зубчатую извилину, субикулярный комплекс и энторинальную кору) вместе с парагиппокампальной корой. Внутри диэнцефалона важные для декларативной памяти структуры и связи включают медиодорзальные ядра таламуса, передние ядра, маммилоталамический тракт и внутреннюю медуллярную пластинку.

В то время как декларативная память относится к биологически значимым категориям памяти, зависящим от специфических мозговых систем, недеklarативная память охватывает несколько видов памяти и зависит от множества структур мозга.

5. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ

В нейронауках исследование механизмов научения и памяти ведется преимущественно в контексте пластичности (см. гл. 15). Именно поэтому многие исследования имели своей целью идентификацию пластических изменений активности и морфологии мозга во время обучения и запоминания. Так как пластичность стала доступной для исследований на клеточном и молекулярном уровнях, в настоящее время идентифицировано множество механизмов нейронной пластичности, которые, как предполагается, вносят свой вклад в разные формы обучения.

Обычно в качестве основного изменения при формировании памяти рассматривают модификацию синаптических связей. Эта идея была разработана до теории клеточных ансамблей Д.О. Хеббом [Hebb, 1949]. Интересы современных исследователей направлены не только на синапсы, но и на внутриклеточные процессы. Эксперименты, в которых изучаются механизмы долговременной пластичности, показывают, что по нейрофизиологическим показателям «старые» и «новые» следы памяти неразличимы, а качественно электрическая активность нейронов одинакова. Выдвигается предположение, согласно которому в основе длительно сохраняющихся следов памяти лежат долговременные изменения хемореактивных свойств мембраны нейронов. Это предположение поддерживается результатами экспериментов, в которых осуществляется прямой контроль за состоянием хемочувствительной мембраны на разных этапах ее формирования и последующего сохранения во времени [Schwartz et al., 1971; Соколов, Тер-Маргарян, 1984]. Полученные факты позволяют рассматривать длительно сохраняющиеся изменения хемочувствительных мембран нейронов в качестве одного из реальных механизмов, лежащих в основе сохранения энграмм.

По этой причине в современных исследованиях одно из наиболее разрабатываемых направлений – это изучение структуры и функции синаптических мембран и их роли в передаче, фиксировании и хранении информации. Мембрана может рассматриваться как двойной посредник в передаче информации: состояние мембраны определяет чувствительность к стимулу, а перестройка мембраны после получения сигнала определяет силу, специфичность и адекватность ответа. Исключительная роль мембран в передаче и хранении информации связана с кооперативными структурными переходами в них. Эти переходы могут индуцироваться изменениями в липидах и белках [Бурлакова, 1990]. Не только кратковременная, но и долговременная память связана с изменением структуры липидного бислоя синаптических мембран. И кратковременная, и долговременная память зависят от перехода липидов в одно и то же новое жидкокристаллическое состояние (Крепс, Ашмарин, 1982).

Современный уровень понимания природы синаптической пластичности и эндонейрональных процессов позволяет успешно изучать целенаправленное воздействие на метаболические процессы нервных клеток, обеспечивающие привыкание, ассоциативное обучение, долговременную потенцию, длительно сохраняющееся изменение синаптической эффективности и другие разнообразные формы пластичности нервных клеток [Салганик и др., 1981; Lynch, Baudry, 1984; Bliss et al., 1986]. Наиболее интересные результаты получают в опытах по изучению пластичности и ее изменений под влиянием высокоспециализированных веществ при регистрации электрической активности нейронов [Костюк и др., 1984; Цитоловский, 1986; Belardetti et al., 1986]. Идентификация тонких внутриклеточных биохимических механизмов научения позволила понять особую роль ионов кальция. По предположению кальций осуществляет взаимосвязь между метаболизмом нейрона и его мембраной, являясь метаболически

зависимым компонентом клеточной проводимости; он принимает непосредственное участие в формировании пластических реакций нейронов.

6. ДИСКРЕТНОСТЬ МНЕМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Буквы алфавита, атомы и молекулы – все это кодовые обозначения важных сущностей, значение открытий которых нельзя переоценить.

Первым было открытие иероглифов и азбуки. Азбука состоит из малого количества букв. Например, кириллица из 33 букв, а латиница – из 26. Этого, да еще немногих цифр и знаков, как оказалось, достаточно, чтобы удовлетворить все нужды цивилизации в приобретении, накоплении и передаче знаний. Идея дискретности мира наглядно проявляется в азбуке.

Вторым было открытие атомной структуры вещества, о чем впервые догадались Демокрит и Лукреций. В таблице Менделеева около ста различных атомов. Таков размер алфавита кодовых обозначений материи. Число формул вещества и кодовых комбинаций, т.е. кодовых «слов» в языке природы неимоверно велико, намного больше, чем обычных слов. Не все они и расшифрованы.

Третьим было открытие молекулярных кодов генетической памяти. Это всего четыре «буквы» – четыре нуклеотида, составляющих молекулу дезоксирибонуклеиновой кислоты; чуть больше двух десятков «слов» – аминокислот, и бесконечное множество длинных кодовых «слов». Классический пример – молекула гемоглобина.

На очереди открытие нейронных кодов, выражающих внутренний мир человека, его ощущения, эмоции, память, закономерности обработки информации, особенности личности. Что представляют из себя нейронные «буквы» и «слова»? О пройденном пути в этом захватывающе интересном направлении пойдет речь в настоящей главе.

Одно из условий успешного поиска – накопленные в психологии количественные закономерности, характеризующие внутренний мир человека (в генетике также все начиналось с законов Менделя).

7. КОНСТАНТА ЛИВАНОВА

Существует множество эмпирических зависимостей, называемых законами. В качестве примеров можно назвать основной психофизический закон, устанавливающий зависимость силы ощущения от физической интенсивности стимула, закон постоянства скорости обработки информации человеком, закон постоянства объема кратковременной, или оперативной, памяти, закон постоянства времени поиска сведений в памяти и др. Но не имеется ни физиологического объяснения подобным законам, ни предсказаний еще неизвестных психологических феноменов на основе физиологических данных. Открытия клеточной нейрофизиологии, какими бы привлекательными они ни казались, в чем-то главном даже и разоружили физиологов и психологов, занятых проблемой нейронных основ поведения. Все внимание было устремлено на особенности активности одиночных нейронов, особенно нейронов-детекторов простых и сложных признаков, открытых Д. Хьюбелем и Т. Визелем. Многим казалось, что наборы таких нейронов объясняют процессы обобщения сигналов, инвариантного восприятия изменчивого окружающего мира, а нейронные импульсы служат носителями информации и являются своеобразными нейронными буквами, наподобие электрических импульсов в компьютере.

В России Е.Н. Соколов и его коллеги продвинулись, пожалуй, дальше всех в расшифровке нейронных кодов памяти. Е.Н. Соколов блестяще овладел техникой микроэлектродных исследований, выработал условные рефлексы у изолированных нейронов и раскрыл нейронные механизмы ориентировочного рефлекса. Наконец Е.Н. Соколов связал вместе поведение отдельных нейронов и индивида в целом, проторив дорогу к созданию искусственного интеллекта [Соколов, Вайткявичус, 1989; Sokolov, 1994]. Он создал векторную психофизиологию, объяснив количественно фундаментальные явления в психологии взаимодействием двух физиологических векторов: векторов синаптической проводимости и векторов возбуждений, т.е. нейронных импульсаций, поступающих к синапсам. Синаптические векторы – основа памяти. Векторы возбуждения порождаются воспринимаемыми стимулами и нейронными командами, обеспечивающими поведение. Развивая идею Е.Н. Соколова, мы показали, что векторное представление субъективного пространства в комплексных числах (с использованием мнимых осей) с высокой точностью отражает особенности восприятия [Lebedev, 1993a]. Следующий после Е.Н. Соколова шаг к расшифровке клеточных, нейронных механизмов психики был сделан Н.П. Бехтеревой. Именно она широко использовала термин «нейронные коды». Во время диагностических процедур Н.П. Бехтерева погружала множество микроэлектродов в глубь мозга и сумела записать группы импульсов, закономерно связанных в течение какого-то времени с физическими особенностями и смыслом воспринимаемых и проговариваемых сигналов.

Группы импульсов и были названы «нейронными кодами», составляющими «язык» мозга. Казалось, можно записать словарь нейронных кодов памяти [Бехтерева, 1980].

Про электроэнцефалограмму (ЭЭГ), к сожалению, забыли. П.К. Анохин сравнивал волны ЭЭГ с колебаниями температуры возле паровоза: попробуй догадайся по ним об устройстве двигателя. Н.А. Бернштейн теоретизировал: существуют неокинетические процессы – нейронная импульсация, появившаяся в филогенезе довольно поздно, и палеокинетические – медленные колебания мембранных потенциалов, по происхождению более древние, метаболические, свойственные не только нейронам. Они не способны отразить тонкие психические особенности. Это что-то вроде ритмов дыхания, пищеварения или сердечной деятельности, т.е. вегетатика.

Однако объяснить количественно психологические явления в их динамике, с учетом временных характеристик нейронной импульсаций не удавалось долгое время. Это стало все же возможным с привлечением характеристик ЭЭГ, казавшейся столь «грубой» для решения замысловатых психологических загадок.

Предпосылки для их решения были созданы прежде всего М.Н. Ливановым и его коллегами [Лебедев, Нилова, 1983; Ливанов, 1989]. Он в самом начале своих исследований, еще до Великой Отечественной войны, доказал, что периодические процессы мозга узкополосны, а их спектры гребенчаты. И это не случайность. М.Н. Ливанов впервые описал явление захвата ритмов. Независимо от него, с помощью первого компьютера феномен захвата частот выявил Норберт Винер, указав на принципиальную важность этого феномена для понимания механизмов психики. Как правило, условные рефлексы требуют многих сочетаний для своего закрепления. М.Н. Ливанов, увлеченный идеей частотного взаимодействия, синхронизировал условные ритмичные вспышки с безусловными стимулами – ритмичными ударами электрическим током – и наблюдал сравнительно быструю выработку условного рефлекса. Аритмичные и несинхронные раздражения прочного рефлекса не вызывали.

Позже М.Н. Ливанов обнаружил, что синхронизация ритмичных колебаний в пространственно разнесенных билатерально симметричных пунктах мозга как зеркало отражает напряженность психической деятельности человека и является зримым проявлением ассоциативных процессов. Он стал пионером метода многоканальной регистрации электрических потенциалов мозга, его первооткрывателем наряду с английским исследователем Г. Уолтером, и первым же из ученых столкнулся с трудностью, не преодоленной до сих пор. Как представить результаты картирования биопотенциальных полей мозга в сжатом виде, удобном для анализа? Многообразие картограмм подавляет, и многие электрофизиологи, не преодолев возникших трудностей, предпочитают старинный визуальный анализ рутинных электроэнцефалограмм, чернильных записей.

В самом деле, многообразие электроэнцефалографических узоров сопоставимо с многообразием субъективных переживаний, но явная связь двух миров не поддается легкому анализу. Отсюда понятен скепсис в отношении электроэнцефалограммы. Активность одиночных нейронов выглядит более обещающей. Однако нейронов миллиарды, и законы их взаимосвязи в психических актах ускользают от исследователя. Но разве и в самом деле между волнами импульсации одиночных нейронов и волнами ЭЭГ лежит пропасть?

В 1963 г. А.Н. Лебедев и его коллеги обнаружили, что между волнами вызванных потенциалов, т.е. реактивных изменений ЭЭГ, и волнами импульсации в толще мозговой коры существует явная связь. Поверхностной негативности соответствует урежение импульсов в толще коры, а поверхностной позитивности – учащение. Об этом впервые сообщил М.Н. Ливанов на Международной конференции, посвященной 100-летию выхода в свет книги И.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга». Он рассказал о результатах, раскрывающих искомую связь. Импульсы и волны – два разных выражения одной и той же сущности, а именно пространственно-временной организации периодических процессов мозга.

В опытах на животных (при исследовании взаимосвязи медленных колебаний в диапазоне частот электроэнцефалограммы с импульсной активностью центральных нейронов) было установлено, что отдельные нейроны не являются простыми алгебраическими сумматорами [Забродин, Лебедев, 1977]. Нейроны избирательно относятся к стимуляции в зависимости от исходного состояния. Последнее циклически изменяется из-за связи импульсации с метаболизмом нейрона.

Решение дифференциального уравнения первого порядка с запаздыванием объяснило характерные особенности нейронных циклов, регулярность волн электроэнцефалограммы и способность к захвату частот (феномен был впервые описан М.Н. Ливановым в 1938 г. и Н. Винером в 1948 г.), в том числе ступенчатость различий между периодами колебаний и полифазность вызванных потенциалов.

Согласованность во времени нейронных импульсов – главное условие для существования нейронных ансамблей, создаваемых как под влиянием стимуляции, так и независимо от нее в ходе творческих озарений и обобщения данных, хранящихся в памяти. Волны импульсации в глубинах мозга следуют одна за другой с небольшими промежутками, равными длительности относительной рефрактерности после каждого нейронного импульса. Способность нейрона к генерации следующего импульса восстанавливается не сразу после предыдущего, а с некоторой задержкой. Задержка, необходимая для восстановления исходного состояния, очень мала, порядка одной сотой секунды. Ее

можно оценить по расположению главного пика в распределении интервалов между импульсами, вызванными афферентной бомбардировкой.

В ЭЭГ относительная рефрактерность проявляется в скачкообразных смещениях фазы биоэлектрических волн при плавном учащении или урежении воспринимаемых стимулов, например вспышек света. Впервые такой феномен захвата был описан М.Н. Ливановым в 1938 г. «Достаточно возникнуть расхождению между частотой раздражения и частотой мозгового ритма на 1/10 долю периода, как прежний корковый процесс замещается новым», – утверждал он, объясняя скачкообразные изменения частоты потенциалов навязывания при плавном изменении частоты вспышек [Ливанов, 1989, с. 44].

Таким образом, М.Н. Ливанов первым определил численное значение ступеньки (около 10% ($R = 0,1$) по отношению к периоду исходного колебания). Применительно к диапазону самого мощного ритма у человека (альфа-ритма, по Бергеру), с периодом колебаний в 100 мс, длительность ступеньки равна 10 мс [Lebedev, 1990].

Относительная величина ступеньки, названная нами частотной рефрактерностью, проявляется в биениях разночастотных альфа-колебаний в так называемых веретенах альфа-ритма, периодических волнообразных вздутиях и спадах амплитуды волн. Относительную величину ступеньки, равную десятой части периода, мы назовем константой Ливанова (первый параметр). Этот показатель мозговой ритмики доступен измерению и контролю.

Второй параметр – частота самых мощных колебаний в спектре ЭЭГ, чаще всего 10 Гц ($F = 10$ Гц). Это константа, индивидуально свойственная каждому человеку (у одного – 9 Гц, у второго – 10 Гц, у третьего – 11 Гц). Логично назвать ее по имени первооткрывателя константой Бергера.

У очень малой части взрослых людей альфа-ритм явно не выражен. Возможно причина этого кроется в индивидуальных вариациях размещения нейронов, продуцирующих ритм. Вероятно это одинаково ориентированные нейроны, причем где таких нейронов больше, там и альфа-ритм мощнее. Альфа-волны регистрируются даже у людей без альфа-ритма. В спектре мощности ЭЭГ в диапазоне альфа-частот от 8 до 13 Гц никогда не бывает провала до нуля.

Человек отличается от животных не только интеллектом и относительно большим весом головного мозга, но и ярко выраженной регулярностью и ритмичностью мозговых волн с частотой около 10 Гц. Как же их не связать с интеллектом?

Приходится удивляться прозорливости Дэвида Гартли, еще в XVIII в. догадавшегося о связи высокого интеллекта человека с регулярностью мозговых биоэлектрических волн (задолго до учения о самом электричестве). Во времена Гартли электричество было известно только как свойство янтаря притягивать пылинки. Его догадка о том, что периодические процессы мозга, возможно, имеют электрическую природу, изумительна [Гартли, 1967]. Этот знаменитый английский врач, пораженный формулой планетарных циклов, выведенной незадолго до того Исааком Ньютоном, впервые предположил, что даже самые высокие движения души человека в поисках смысла жизни, Бога и справедливости закономерны, неизбежны и объективно обусловлены именно периодическими, необычайно устойчивыми мозговыми процессами (в современных терминах – циклами нейронной активности).

Не велика ли дистанция? Что общего между космическими законами, управляющими движениями планет, и душой человека? Психологам и сейчас свойственно увлекаться поверхностными аналогиями. Так, часто называют законами весьма слабые связи. Но вышло так, что смелая догадка оправдалась. Д. Гартли намного опередил свое время.

Циклические движения планет необычайно устойчивы и вечны. Аналогично, по предположению Д. Гартли, лишь циклически повторяющиеся (тогда еще неясные) превращения материи служат основой личности и памяти, т.е. основой человеческого духа. Изменения структуры не могут быть носителем информации, как сказали бы мы. Структурные изменения гораздо менее устойчивы, чем циклы активности.

8. ОБЪЕМ И БЫСТРОДЕЙСТВИЕ ПАМЯТИ

Если следовать логике Д. Гартли, А.А. Ухтомского, Н.Г. Самойлова, М.Н. Ливанова, Г. Уолтера, Е.Р. Джона, К. Прибрама и других сторонников идеи динамического кодирования воспринимаемой и хранимой в памяти информации, то можно предположить, что нейронные ансамбли, ответственные за субъективное отражение, активируются периодически, разряжаясь импульсами.

Из-за биений частот, слагающих ЭЭГ, актуализированные образы памяти как бы пульсируют с периодом биений, максимальная длительность которого вычисляется по следующей формуле: $T = 1/(FR)$. Заметим, что $1/R = FT$.

Из всего набора S образов долговременной памяти в каждый текущий момент актуализировано ограниченное число M разных образов [Atkinson et al., 1974]. В каждый текущий момент с вероятностью $1/M$ один из образов имеет максимальную возбудимость. Время реакции в ответ на появление стимула, адекватного образу, в этот момент минимально. Стимулы подаются независимо от периодических колебаний активности нейронов (экспериментатор их не видит). Следовательно, вероятность совпадения стимула с той или иной фазой колебаний возбудимости одинакова в течение всего периода колебаний. Какие-то стимулы совпадают с фазой повышенной возбудимости, и ответные реакции следуют без всякой дополнительной задержки. В остальных случаях задержка равномерно распределяется в течение всего отрезка пониженной возбудимости ансамблей нейронов.

Сказанного достаточно для расчета средней длительности задержки t в зависимости от числа M равновероятно ожидаемых и числа K одновременно предъявляемых стимулов:

(1)

где

;

;

$F = 10$ Гц (константа Бергера); $R = 0,1$ (константа Ливанова).

Уравнение выражает количественно скорость обработки информации человеком. В частности, время, необходимое в среднем для опознания одного стимула из числа M равновероятных стимулов, определяется по следующей формуле:

В психологии существует закон скорости обработки информации человеком, установленный У. Хиком [Hick, 1952]. Время обработки прирастает линейно при линейном росте логарифма от количества альтернатив в ситуациях выбора. Основным недостатком этого закона – узкая сфера его действия. Закон справедлив, если количество альтернатив меньше десяти. Закон подвергался критике и был предметом многих дискуссий.

Уравнение (1), включающее в себя обе физиологические константы и выведенное из представлений о кодировании информации циклами нейронной активности, намного точнее. Оно действительно при неограниченном количестве альтернатив и предсказывает результаты психологических опытов с высокой степенью точности [Бовин, 1985]. В исследованиях И.Ю. Мышкина, А.В. Пасынковой, Ю.А. Шпатенко, Т.С. Князевой, Г.В. Котковой, Д.В. Лозового, О.Ж. Кондратьевой, В.К. Оше и других сотрудников лаборатории А.Н. Лебедева было установлено, что уравнение (1) для оценки быстродействия восприятия и памяти правильно предсказывает разнообразные психологические данные. Следовательно, представление о кодировании воспринимаемых и хранимых в памяти сведений волнами нейронной активности имеет солидное экспериментальное основание.

Теперь перейдем от временных характеристик восприятия к оценке объемов воспринимаемой и хранимой в памяти информации. Психологи давно уже выделили несколько типов памяти человека: иконическую, кратковременную и долговременную. Имеются и другие классификации.

С одной стороны, память человека выглядит безбрежной. Это долговременная память. С другой – удивительно маленькой. Такова оперативная, или кратковременная (рабочая, как ее иногда называют) память. А раньше ее называли объемом сознания. Психологи попробовали решить задачу о зависимости объема кратковременной памяти от алфавита запоминаемых стимулов и отступились. Появилось правило Д. Миллера «семь плюс или минус два», утверждающее независимость объема от алфавита запоминаемых стимулов [Miller, 1956]. Заданный разброс широк, но на деле он еще больше: от одной-двух единиц (например, в случае иероглифов) до 25-30 в случае бинарных сигналов. Представление о циклах нейронной активности как материальном субстрате памяти и здесь оправдало себя в полном соответствии с исходной идеей Д. Гартли.

Единицами памяти, ее нейронными кодами служат пакеты волн, т.е. синхронных импульсных разрядов многих нейронов в составе одного ансамбля. Нейронных ансамблей огромное множество. Каждый из них хранит информацию о каком-то объекте памяти в виде устойчивого волнового узора. Ансамбль состоит из нескольких групп нейронов. Отдельная группа способна генерировать последовательно от 1 до 10 когерентных залпов импульсов за один период доминирующих колебаний при условии, что интервалы между залпами не меньше, чем ливановская ступенька $R = 0,1$ по отношению к длительности доминирующего периода. Число нейронов в ансамбле варьирует. Чем больше нейронов вовлекается в ритмы какого-то ансамбля, тем выше вероятность осознания соответствующего образа. Минимальное количество нейронов, обеспечивающее устойчивость ансамбля, порядка 100–300 [Забродин, Лебедев, 1977].

Не синапсы и даже не отдельные нейроны типа нейронов-детекторов или командных нейронов служат единицами хранения, а лишь группы, ансамбли содружественно пульсирующих нейронов. Разумеется, это не атомные и не молекулярные, а клеточные,

именно нейронные коды. Их можно назвать также циклическими кодами памяти, потому что цикличность, т.е. регулярность разрядов массы нейронов, отражаемая в регулярности волн электроэнцефалограммы, является специфической особенностью таких кодов.

Алфавит нейронных единиц памяти легко рассчитывается. Он находится в обратной зависимости к константе Ливанова. А именно, один из множества залпов указывает на начало периода. Именно поэтому размер алфавита таких кодовых единиц на единицу меньше, т.е. $N = 1/R - 1$. Число нейронных групп, вовлекаемых в активное состояние за один период (последовательно друг за другом) равно тому же числу, $N = 1/R - 1$. Как мы видим, длина кодовых цепочек, т.е. последовательно вовлекаемых нейронных ансамблей, лимитирована той же самой частотной рефрактерностью и так же легко рассчитывается.

Отсюда выводится максимально возможное количество разных кодовых последовательностей (около полумиллиарда) по формуле

Такова емкость долговременной памяти, $C = 99 = 387\,420\,489$ единиц памяти.

Каждая единица памяти – это одно определенное понятие или команда, т.е. паттерн действия. Приведем сравнение: размер активного словаря на родном языке около 10 000, и даже у Шекспира и Пушкина, словарь произведений которых подсчитан, он меньше 100 000 слов. Следовательно, человек способен владеть десятками языков, что, конечно, не ново. Ново то, что емкость памяти – функция одной единственной физиологической константы ($R = 0,1$). Это дробь Ливанова (она названа так по аналогии с другой знаменитой константой – дробью Вебера (см. след. параграф).

Вычисленная емкость позволяет узнать зависимость объема кратковременной памяти от алфавита запоминаемых стимулов. В одном уравнении мы связали три фундаментальных психологических показателя: емкость долговременной памяти (C), емкость оперативной, или рабочей памяти (H), и емкость внимания (M), т.е. число актуализированных различных образов долговременной памяти:

(2)

Где

,

и, в свою очередь,

,

где R – физиологическая константа Ливанова ($R = 0,1$) ; A – размер заданного алфавита стимулов.

Следует пояснить еще раз, что не все единицы памяти, т.е. не все ансамбли актуализированы одновременно. Только небольшое число M ансамблей актуализировано в каждый текущий момент времени. Это число служит мерой объема внимания.

Если человек сосредоточил внимание в определенный момент времени на запоминании двоичных элементов (нулей и единиц), то наименьший объем внимания равен размеру объективно заданного двоичного алфавита, знакомого ему, т.е. $M = A = 2$. Наибольший объем внимания равен следующему произведению: $M = A \times H$ (в данном примере $M = 2 \times$

H , где H – коэффициент пропорциональности, равный объему кратковременной, или рабочей, памяти для запоминаемых элементов).

Кратковременная память H измеряется максимальным числом элементов, не обязательно разных и правильно воспроизведенных с учетом их значения и позиции в ряду после однократного восприятия. Длительность однократного восприятия не превышает 2–10 с.

Из уравнения (2) следует простое правило для прогноза емкости кратковременной памяти на комбинации признаков, если измерены емкости на каждый из признаков в отдельности:

(3)

где H – искомый объем для комбинации; H_1, H_2, H_3 – объемы кратковременной памяти на исходные признаки.

Эта формула, выведенная аналитически из предыдущей, предсказала существование нового феномена, ранее неизвестного в психологии (кроме того, с высокой степенью точности). Ошибка прогноза в разных опытах Н.А. Скопинцевой, Л.П. Бычковой, М.Н. Сыренова и других исследователей по проверке формулы (3) нередко составляла всего 3–5%. Сравните этот показатель с 25–35% по правилу Миллера, которое в этой ситуации работает неудовлетворительно. По Миллеру, такая задача неразрешима.

В работах И.Ю. Мышкина и В.В. Майорова [Мышкин, Майоров, 1993], плодотворно развивающих теорию динамической памяти, а также в других исследованиях [Маркина и др., 1995] были установлены искомые зависимости объема памяти от параметров электроэнцефалограммы. Таким образом, была реализована цель И.П. Павлова – количественно объяснить известные психологические явления и предсказать новые с помощью физиологических понятий (причем фундаментальные психологические явления, описывающие объем памяти и ее быстроедействие).

Примечательно, что в уравнения для расчета емкости памяти человека и ее быстрогодействия входят два параметра ЭЭГ, частотная рефрактерность (R) и доминирующая частота (F). Они являются, как принято говорить после П.К. Анохина, системообразующими параметрами, должны объяснить множество психологических показателей.

Уравнения (1), (2) вместе с их выводом и экспериментальной проверкой детально рассмотрены в некоторых работах [Лебедев, 1982; Лебедев и др., 1985].

Найденные физиологические формулы памяти и ее быстрогодействия обеспечили решение двух старинных психологических проблем. Нас интересует, в первую очередь, проблема моментального выбора, поиска нужных сведений в памяти, сведений, необходимых на каждом шаге для реализации целенаправленного поведения.

В когнитивной психологии, пожалуй, больше всего литературы по парадигме С. Стернберга, ученика Д. Луса, касающейся скорости поиска сведений в памяти [Sternberg, 1969]. С. Стернберг придумал методику для определения такой скорости. Выявилась яркая зависимость скорости от размера ряда запомненных стимулов. П. Кавана [Cavanagh, 1972] обработал данные множества исследователей и обнаружил константу около 1/4 с, характеризующую время сканирования всего содержимого кратковременной памяти независимо от содержания запомненного материала.

По методике С. Стернберга, человек сначала запоминает ряд стимулов, например цифр, как целое, – как единичный образ, – и удерживает этот новый образ до момента появления одного-единственного стимула, который входит в запомненный набор (или, напротив, не входит в него), отвечая нажатием на соответствующую клавишу. В этом случае, по условиям опыта, параметр M из уравнения (1) равен объему H кратковременной памяти, а параметр $K=1$.

Для сличения одного образа стимула с предъявленным требуется t/H времени, а для опознания предъявленного стимула, если его образ присутствует в запомненном ряду, требуется в сумме от 1 до числа H сличений, в среднем $(1+H)/2$ сравнений, т.е. $0,5(H+1) t/H$ единиц времени, что равно 0,25 с при типичных значениях $F = 10$ Гц и $R = 0,1$.

Вычисленная из физиологических данных величина отличается от опытного значения, определенного Кавана по множеству психологических данных, менее чем на 3%. Интересно заметить, что при $H = 1$ (разумеется, по условиям измерения $K = 1$) время сличения по формуле (1) минимально (около 5 мс). Оно равно константе Гайсслера, с точностью до 0,3 мс [Geissler, 1990].

Для оценки среднего прироста времени при $H > 1$ в расчете на один стимул следует разделить найденное значение $0,5(H+1) t/H$ времени сканирования всего содержимого кратковременной памяти на количество приращений $(H-1)$ стимульного ряда. Психологические данные полностью согласуются с физиологическим расчетом [Лебедев и др., 1985; Lebedev, 1990].

Еще одно предсказание касается скорости зрительного поиска, также следующей чисто аналитически из уравнения (1). Формула (1) не только устанавливает зависимость скорости поиска от индивидуальных электрофизиологических констант, но и от размера алфавита воспринимаемых зрительных сигналов [Лебедев и др., 1985].

Из-за циклических колебаний возбудимости нейронных ансамблей образы долговременной памяти, в том числе образы воспринимаемых и произносимых слов, актуализируются не все сразу, а по очереди, причем некоторые чаще, другие реже. По частоте актуализации, т.е., например, по частоте появления одного и того же слова в письменной речи, можно судить о закономерностях циклических нейронных процессов и, наоборот, по особенностям нейронных циклов предсказывать характеристики речи.

Если моменты актуализации разных образов совпадают, то такие единицы памяти имеют шанс объединиться. Таким образом вырабатывается новое понятие. Так происходит научение и реализуются акты творчества.

Выживают, т.е. не объединяются навсегда в одном ансамбле только те образы памяти, циклическая активность которых не коррелирует между собой. Периоды циклов такой активности соотносятся как члены натурального ряда $1:2:3:4\dots$, а вероятности актуализации как члены гармонического ряда $(1/1) : (1/2) : (1/3) : (1/4)$. Сумма вероятностей равна единице, а значение первого члена равно физиологической константе Ливанова. Так выводится следующая формула, с помощью которой можно предсказать зависимость частоты появления слова (p) в связной речи от номера его ранга:

где i – ранг слова по частоте появления в тексте.

Формула, включающая в себя физиологическую константу, выражает собой известный с 30-х гг. закон Ципфа [Zipf, 1935]. Из формулы (4) следуют уравнения для расчета

зависимости объема словаря от размера текста, в котором данный словарь реализован, и вычисления интервалов между повторениями одного и того же слова в тексте [Лебедев, 1985]. Речь, письменная или устная, причем не только поэзия, музыкальна. Константа Ливанова входит в уравнение (4) гармонического ряда слов, ранжированных по частоте.

Используя уравнения множественной линейной регрессии для оценки способности школьников к обучению по характеристикам ЭЭГ, мы нашли, что параметры альфа-ритма, определяющие емкость памяти, влияют также на успешность прогноза интеллектуального развития [Артеменко и др., 1995], что неудивительно. Таким образом, теория циклических нейронных кодов памяти позволяет по-новому взглянуть на уже известные психологические законы.

9. ДИАПАЗОН ОЩУЩЕНИЙ

В психофизике дробь Вебера определяет границу между ощущаемым и неощущаемым. Это едва заметный субъективно прирост ощущения, взятый по отношению к исходной величине стимула. Вытекающая из дроби оценка величины ощущений – одна из центральных проблем психологии. Недаром закон, открытый Г. Фехнером, во всех энциклопедиях называют основным законом психофизики. До сих пор не затухают жаркие дискуссии по поводу основного психофизического закона в двух его ипостасях: формулировке его первооткрывателя Г. Фехнера о логарифмической зависимости силы ощущения от интенсивности стимула и утверждении С. Стивенса о степенном характере такой зависимости [Забродин, Лебедев, 1977].

Опираясь на данные французского психолога А. Пьерона о нелинейной зависимости времени простой реакции от интенсивности стимула, мы находим физиологическое решение проблемы основного психофизического закона. А. Пьерон обнаружил, что скрытое время простой сенсомоторной реакции обратно связано с интенсивностью стимула, возведенной в некую степень. Позже было обнаружено, что показатель степени имеет ту же величину, что и показатель степени в основном психофизическом законе Стивенса [Bonnet, 1990] для яркости и громкости. Следовательно, произведение скрытого времени t на величину ощущения S , измеренного по Стивенсу, есть константа, выраженная в условных единицах:

(5)

Диапазон всевозможных ощущений задан константой $C = N^N$ согласно формуле (1). Минимальная перцептивная задержка вычисляется по формуле (1) при $K = 1$ и $M = 1$. Она равна 5 мс, что соответствует константе Гайсслера (Geissler, 1990). Максимальная задержка для слабых, околороговых сигналов при $K > 1$ и $M \gg 1$ приближается к 1000 мс. Отношение максимальной задержки к минимальной ($1000/5 = 200$) соответствует диапазону ощущений. Минимальное значение показателя степени (K_{min}) в законе Стивенса находится по формуле

, (6)

где C – объем долговременной памяти, вычисленный ранее.

Остальные значения показателя (K_i) вычисляются по той же формуле с подстановкой в нее логарифма отношения верхнего (болевого) порога интенсивности для i -й модальности (зрительной и слуховой) к нижнему абсолютному порогу вместо выражения $\log(C)$.

Опытные данные многих авторов, обобщенные Р. Тетсуняном [Teghtsoonian, 1971], подтверждают точность подобного расчета.

Отношение $(t_1 - t_2) / t_1$ выражает характерную особенность дроби Вебера, в которой t_1 и t_2 – скрытые задержки восприятия, вычисленные по формуле (5) при подстановке в нее ощущений (S) в относительных единицах (от 1 до 200), вызванных едва различимыми по интенсивности стимулами. Последовательно уменьшающиеся значения дроби равны членам гармонического ряда 1; 0,5; 0,33; 0,25 и т.д. Дробь Вебера, надо заметить, также служит предметом незатухающих дискуссий [Lebedev, 1993b; Link, 1992]. Оригинальную ее интерпретацию предложил недавно Е.Н. Соколов в докладе, посвященном памяти Э.Г. Вебера.

Таким образом, из физиологических предпосылок вытекает органическая связь временных параметров восприятия стимулов с ощущением их интенсивности. Показатель степени в законе Стивенса (6) является сложной функцией нейрофизиологических параметров. Чем больше разнообразие нейронных кодов, тем шире диапазон ощущений.

10. НЕЙРОННЫЕ КОДЫ ПАМЯТИ

Нейронными кодами памяти служат циклически повторяющиеся волны импульсов, порождаемые нейронными ансамблями. Длительность одного цикла составляет около 100 мс. Заметим, что по данным А.М. Иваницкого, работавшего с вызванными потенциалами, примерно столько же времени уходит на формирование перцептивного образа [Иваницкий, 1976]. Число ансамблей, последовательно вовлекаемых в активность за этот период, определяется константой Ливанова. Чаще всего оно равно 10. Каждый ансамбль за один цикл активности генерирует от 1 до 10 залпов из нейронных импульсов множества нервных клеток, образующих ансамбль. Минимальное число нейронов, обеспечивающее устойчивые, незатухающие колебания ансамблевой активности, составляет около 100 клеток. Максимальное число неизвестно (порядка десятков и сотен тысяч). Указанные числовые значения зависят от индивидуальных значений двух электрофизиологических констант – Ливанова (около 1/10 от цикла активности) и Бергера (порядка 10 Гц).

В уравнениях (1)–(6) с электрофизиологическими константами нашла выражение упомянутая ранее мечта И.П. Павлова – количественно объяснить известные психологические явления и предсказать новые с помощью физиологических показателей. Впервые по физиологическим показателям благодаря трудам Г. Бергера и М.Н. Ливанова вычислены объем памяти и ее быстродействие. Весьма вероятно, что на этой основе будут созданы новые эффективные методы обучения с использованием компьютеров, воспринимающих потенциалы мозга, и разработаны новые поколения нейрокомпьютеров, способных к творчеству и далекому прогнозу событий.

Компьютерные сети, которые распространяются по всему миру, уподобятся человеческому мозгу и превзойдут человеческий интеллект. Несомненно, наступит эпоха самоорганизации и «кристаллизации» информации, заключенной в гигантских нейроноподобных сетях.

То, что теория условных рефлексов была названа учением, т.е. непогрешимой истиной, нельзя ставить в вину И.П. Павлову. Теория Павлова – одна из первых ступенек на лестнице, ведущей к преобразованию психологии в точную науку по пути, ранее пройденному физиками и химиками. В этом ее смысл.

В заключение еще раз подчеркнем, что крупной вехой в движении по заданному Павловым направлению стали работы академика М.Н. Ливанова. Две физиологические константы (Ливанова, $R = 0,1$, и Бергера, $F = 10$ Гц), в уравнениях когнитивной психологии количественно объясняют фундаментальные психологические особенности обработки информации человеком, включая закономерности восприятия, памяти и речи. Константа Ливанова ограничивает разнообразие циклических кодов памяти, а вместе с константой Бергера также и ее быстроедействие.

Глава 7 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЭМОЦИЙ

1. ЭМОЦИЯ КАК ОТРАЖЕНИЕ АКТУАЛЬНОЙ ПОТРЕБНОСТИ И ВЕРОЯТНОСТИ ЕЕ УДОВЛЕТВОРЕНИЯ

Уильям Джеймс – автор одной из первых физиологических теорий эмоций – дал своей статье, опубликованной более 100 лет тому назад, весьма выразительное название: «Что такое эмоция?» [James, 1884]. Тем не менее через 100 лет после того, как был сформулирован этот вопрос, мы можем прочесть в руководстве «Физиология человека» следующее признание: «Несмотря на то, что каждый из нас знает, что такое эмоция, дать этому состоянию точное научное определение невозможно... В настоящее время не существует единой общепризнанной научной теории эмоций, а также точных данных о том, в каких центрах и каким образом эти эмоции возникают и каков их нервный субстрат» [Human physiology 1983]. По мнению Б. Райма, современное состояние изучения эмоций представляет «разрозненные знания, непригодные для решения конкретных проблем» [Rime, 1984]. К выводу о кризисном состоянии исследования эмоций склоняется и И.А. Васильев [1992].

В 1964 г. результаты психофизиологических экспериментов и анализ имевшихся к тому времени литературных данных привели к заключению о том, что эмоции высших животных и человека определяются какой-либо актуальной потребностью и оценкой вероятности (возможности) ее удовлетворения на основе филои онтогенетического опыта [Simonov, 1975, 1986]. Эту оценку субъект производит произвольно и зачастую неосознанно сопоставляет информацию о средствах и времени, предположительно необходимых для удовлетворения потребности, с информацией, которой он располагает в данный момент. Низкая вероятность достижения цели ведет к отрицательным эмоциям (страх, тревога, гнев, горе и т.п.), активно минимизируемым субъектом. Увеличение вероятности того, что потребность будет удовлетворена (по сравнению с ранее имевшимся прогнозом), порождает положительные эмоции удовольствия, радости и торжества, которые субъект стремится максимизировать, т.е. усилить, продлить, повторить. Придавая решающее значение оценке вероятности удовлетворения потребности в генезе эмоций, П. В. Симонов назвал свою концепцию «потребностно-информационной теорией эмоций» [Simonov, 1984].

В наиболее общей форме правило возникновения эмоций может быть представлено в виде следующей структурной формулы: $\mathcal{E} = f[-P(И_n - И_c)]$, где $\mathcal{E}$ – эмоция, ее сила, качество и знак; P – сила и качество актуальной потребности в самом широком смысле слова (для человека это не только витальные потребности типа голода и жажды, но в равной мере многообразные социальные и идеальные (духовные) потребности вплоть до самых

сложных и возвышенных); ($Ин - Ис$) – оценка вероятности (возможности) удовлетворения потребности на основе филогенетического и ранее приобретенного индивидуального опыта, где $Ин$ – информация о средствах и времени, прогностически необходимых для удовлетворения потребности; $Ис$ – информация о средствах и времени, которыми субъект располагает в данный момент. Термин «информация» здесь употребляется в смысле ее прагматического значения, которое определяется изменением вероятности достижения цели.

В 1984 г. Д. Прайс и Дж. Баррелл [Price, Barrell, 1984] воспроизвели опыты П.В. Симонова и его коллег в чисто психологическом варианте, предложив испытуемым мысленно представить себе какое-либо эмоционально окрашенное событие и затем отметить на специальных шкалах силу своего желания, предполагаемую вероятность достижения цели и степень эмоционального переживания. Количественная обработка полученных данных подтвердила существование зависимости, названной «общим законом человеческих эмоций». Соответствие информационной теории эмоций реально наблюдаемым и экспериментально полученным фактам было многократно продемонстрировано на примерах из авиакосмической [Лебедев, 1980; Береговой, Пономаренко, 1983], управленческой [Котик, Емельянов, 1985] и педагогической [Конев и др., 1987] практики. «Формула эмоций» вошла в учебники и руководства [Godefroid, 1988].

2. СТРУКТУРЫ МОЗГА, РЕАЛИЗУЮЩИЕ ПОДКРЕПЛЯЮЩУЮ, ПЕРЕКЛЮЧАЮЩУЮ, КОМПЕНСАТОРНО-ЗАМЕЩАЮЩУЮ И КОММУНИКАТИВНУЮ ФУНКЦИИ ЭМОЦИЙ

Результаты нейрофизиологических экспериментов показывают, что потребности, мотивации и эмоции имеют различный морфологический субстрат. Так, при стимуляции зон самораздражения латерального гипоталамуса градуально нарастающим электрическим током поведенческие реакции крысы всегда имеют одну и ту же последовательность. Слабое раздражение вызывает генерализованное поисковое поведение без обращения к находящимся в камере целевым объектам – пище, воде, педали для самораздражения. При усилении интенсивности тока животное начинает есть, пить, грызть и т.п. По мере дальнейшего усиления тока возникает реакция самораздражения с сопутствующими мотивационными эффектами, а затем – только самораздражение. Введением определенных фармакологических веществ в зоны самораздражения можно избирательно повлиять на мотивационные и эмоциональные компоненты поведения, например ослабить стремление животного к пище, не изменив объем ее поглощения в случае контакта [Ikemoto, Panksepp, 1996].

В зонах самораздражения латеральной преоптической области и латерального гипоталамуса зарегистрирована активность нейронов, специфически изменяющих свою активность при мотивационных и эмоционально позитивных состояниях, вызываемых электрическими и натуральными стимулами, изменением уровня пищевой и водной мотивации. Нейроны первого типа (мотивационные) обнаружили максимум активации при силе тока, вызывающей мотивационное поведение, и тормозили свою активность при снижении уровня естественной мотивации. Нейроны второго типа (подкрепляющие) достигали максимума активации при стимуляции силой тока, вызывающей самораздражение, и активировались при насыщении. Мотивационные и эмоционально позитивные состояния находятся между собой в конкурентных отношениях и вызывают противофазные перестройки нейронов первого и второго типов [Зайченко и др., 1995].

Как показали эксперименты Н.Г. Михайловой и М.И. Зайченко в лаборатории П.В. Симонова, нейроны этих двух типов по-разному участвуют в реализации классических и инструментальных оборонительных условных рефлексов у крыс, когда условный сигнал (свет) сочетается с эмоционально негативным внутримозговым раздражением дорзолатеральной покрышки. На рис. 7.1 представлены изменения импульсной активности мотивационных (наверху) и позитивно подкрепляющих (внизу) нейронов латерального гипоталамуса при осуществлении условных оборонительных рефлексов: классического, избавления и избегания. Столбики последовательно показывают частоту разрядов за 5 с до условного стимула, при действии света, при действии света совместно с током и после выключения стимулов. Как следует из рисунка, осуществление классического условного рефлекса и реакции избавления сопровождается усилением активности мотивационных нейронов и подавлением импульсации подкрепляющих. Только хорошо выработанная реакция избегания, при которой крыса перестает получать наказание электрическим током, ведет к усилению активности позитивно подкрепляющих нейронов. Эти данные позволяют ответить на давно обсуждаемый в литературе вопрос: что именно служит подкреплением инструментальных оборонительных рефлексов? В случае классических рефлексов и реакций избавления подкреплением служит эмоционально негативное состояние страха. При успешном осуществлении реакции избегания в процесс вовлекается механизм положительных эмоций.

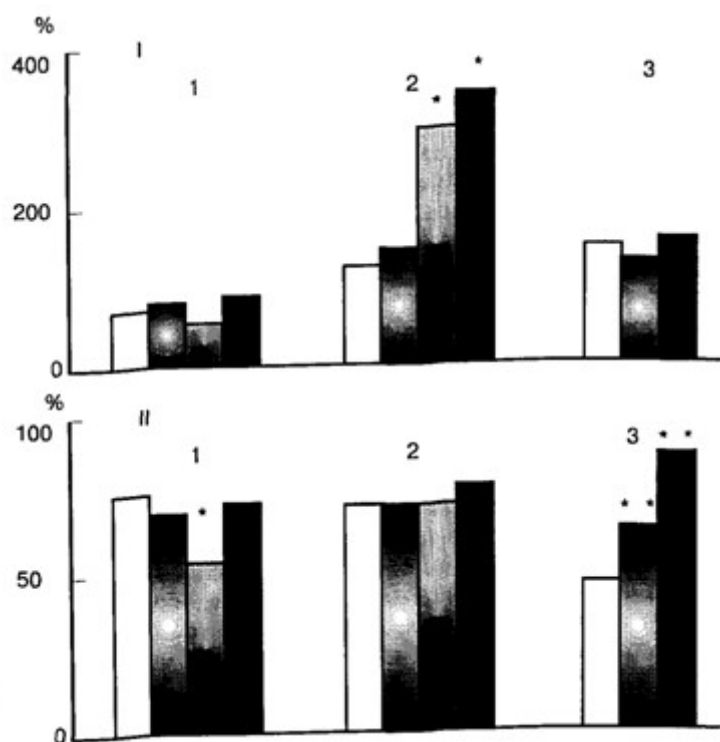


Рис.7.1 . Изменения импульсной активности нейронов латерального гипоталамуса крыс при осуществлении оборонительных условных рефлексов - классического (1) избавления (2) и избегания (3). По вертикали - средняя частота разрядов в процентах к фону. I - мотивационная. II - позитивно подкрепляющая группа нейронов. Столбики последовательно представляют частоту разрядов за 5 с до включения стимулов, при действии условного света, при действии света и тока, после выключения стимулов. Одна звездочка - p меньше 0,05; две звездочки - p меньше 0,01

Оборонительные реакции нападения или бегства приурочены к различным структурам гипоталамуса. Стимуляция пунктов медиального гипоталамуса вызывающая оборонительные реакции кролика, ведет к возрастанию количества пар скоррелированно

работающих нейронов зрительной и сенсомоторной коры, причем опережение разрядами нейронов последней разрядов нейронов зрительной коры достигает 120 мс. Этот факт можно рассматривать как своеобразную подготовку зрительной области к восприятию значимых для оборонительного поведения сигналов по механизму обратных связей Э.А. Асратяна или реинтеринга Дж.Эделмена [Павлова и др., 1995].

Вовлечение эмоционально-позитивных структур в реализацию реакций избегания (но не избавления!) позволяет понять, почему сам факт активного сопротивления неблагоприятно сложившейся ситуации (например, возможность для фиксированной на спине крысы кусать палочку) достоверно ослабляет объективно регистрируемые проявления стресса.

Ранее уже говорилось о том, что влияние эмоций на поведение определяется отношением животного к своему эмоциональному состоянию, причем подчинено принципу максимизации положительных эмоций и минимизации отрицательных. Этот принцип реализуется влиянием мотивационно-эмоциональных структур гипоталамуса на информационные (когнитивные) и организующие движение отделы новой коры, о чем свидетельствует анализ пространственной синхронизации электрической активности мозговых структур при самостимуляции крыс слабым постоянным током [Pavlygina et al., 1976].

На рис 7.2 отображен процент случаев регистрации значимой когерентности ($P < 0,05$) на частотах альфаи тета-диапазонов в потенциалах сравниваемых мозговых образований. Рассматривая рисунок, можно убедиться, что непосредственно перед нажатием на педаль резко (более чем в 3 раза) увеличивается процент случаев статистически значимой когерентности электрической активности эмоционально позитивного пункта гипоталамуса с моторной областью коры. Возросшая когерентность свидетельствует о готовности нервных путей к проведению возбуждения по трем каналам условных связей: от ранее раздражавшегося эмоционально позитивного пункта к двигательной коре, к зрительной коре, а также между зрительным анализатором, воспринимающим условный сигнал будущего подкрепления (вид педали, ее местонахождение в камере и т.п.), и двигательной областью коры, поскольку именно вид педали будет направлять движение животного, инициированное следовым возбуждением эмоционально позитивной зоны.

В период пребывания крысы на педали когерентность уменьшается, животное получает подкрепление и становится совершенно пассивным. Непосредственно перед уходом впервые увеличивается когерентность негативного пункта и моторной области коры: возбуждение негативных структур готово к трансформации в двигательную реакцию избавления. После ухода животного с педали процент случаев достоверного увеличения когерентности возвращается к исходным цифрам. Только следы эмоционально негативного состояния все еще обнаруживаются при сопоставлении электрической активности негативного пункта с двигательной областью коры.

Как показали исследования Р.А. Павлыгиной и Ю.В. Любимовой [1994], мотивационные влияния гипоталамуса на новую кору носят асимметричный характер. Эта асимметрия проявляется после односуточной пищевой депривации кроликов не только в преимущественной активации левого полушария, но и в усилении взаимосвязи электрических процессов левого полушария. Анализ спектрально-корреляционных характеристик электрической активности мозга кролика обнаружил большую реактивность левого полушария по сравнению с правым и при состоянии жажды [Маликова, Мац, 1991]. Преобладающая активность левого полушария при возникновении

голода у человека зарегистрирована в альфаи дельта-диапазонах его электроэнцефалограммы [Сулимов, 1995].

О межполушарной асимметрии при естественной пищевой мотивации свидетельствует регистрация импульсной активности отдельных нейронов зрительной и сенсомоторной области неокортекса кроликов, а также взаимодействие этих нейронов. Судя по импульсации нейронов, кора левого полушария более активна у голодных кроликов, а кора правого полушария – у сытых. Наиболее выраженные различия наблюдались в активности нейронов фронтальных областей, наименее выраженные – в сенсомоторных нейронах [Павлова, 1995]. В ходе этих исследований была впервые установлена функциональная асимметрия самого «пищевого» гипоталамуса. При стимуляции левого гипоталамуса пороги пищевых реакций были меньше, а сами реакции более стабильны, чем при стимуляции правого гипоталамуса, причем «пищевая» асимметрия латерального гипоталамуса не коррелировала с моторной и сенсорной асимметрией у этих животных [Павлова, Мац, 1996].

Вся совокупность имеющихся в настоящее время данных свидетельствует о том, что гипоталамус является ключевой структурой для реализации наиболее древней подкрепляющей функции эмоций, для решения универсальной поведенческой задачи максимизации-минимизации возникшего эмоционального состояния: приближения или избегания. Ведь именно получение желательных, эмоционально положительных стимулов или устранение нежелательных, эмоционально отрицательных, а не удовлетворение какой-либо потребности служит непосредственным подкреплением при обучении. У крыс невозможно выработать инструментальный условный рефлекс при введении пищи через канюлю в желудок (т.е. минуя вкусовые рецепторы), хотя такой рефлекс вырабатывается при введении в желудок морфина, который очень быстро вызывает у животного положительное эмоциональное состояние. Тот же морфин из-за своего горького вкуса перестает быть подкреплением, если его вводить через рот [Cytawa, Trojnar, 1976]. В другой серии опытов авторы вырабатывали инструментальный пищевой условный рефлекс у крыс, а после его упрочения заменяли натуральную пищу введением питательного раствора в желудок через носоглоточную канюлю. Рефлекс нажатия на рычаг при этом угасал, но сохранялся, если в желудок вводили 0,05%-ный раствор морфина [Trojnar, Cytawa, 1976].

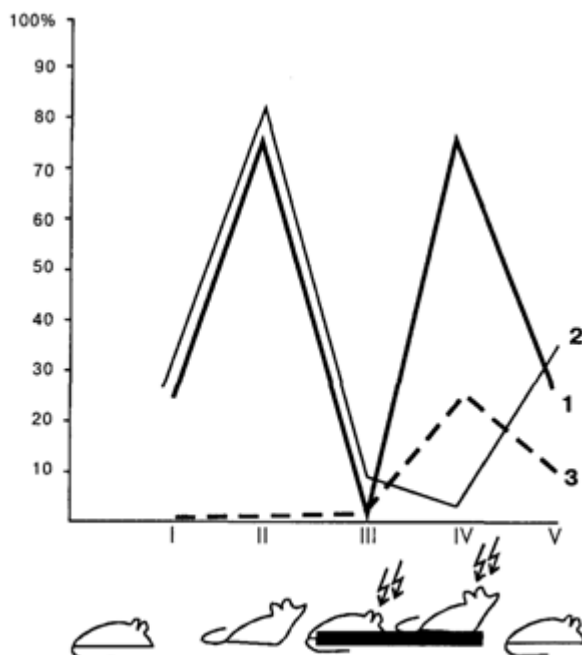


Рис. 7.2. Процент случаев статистически значимого изменения когерентности электрической активности мозговых структур:

/– спокойное состояние; //– перед посадкой на педаль; ///– на педали; IV– перед уходом с педали; V – сразу же после ухода; 1 – эмоционально положительный пункт гипоталамуса – двигательный неокортекс; 2– эмоционально отрицательный пункт гипоталамуса – двигательный неокортекс; 3 – двигательная область – зрительная область неокортекса

В отличие от гипоталамуса, сохранность второго «мотивационного» мозгового образования – миндалины – необязательна для формирования сравнительно простых форм временных связей. По данным М.Л. Пигаревой [1983], двухсторонняя амигдалэктомия не препятствует выработке пищевых и оборонительных условных рефлексов. При этом миндалина «безразлична» к вероятности подкрепления, к его информационному компоненту. Скорость выработки условных двигательных пищевых рефлексов у амигдалэктомизированных крыс не отличается от аналогичных показателей у интактных животных ни при высокой (100 и 50%), ни при низкой (25%) вероятности их подкрепления. Только вероятность в 33%, для которой характерен максимум возникающего при этом эмоционального напряжения, сопровождается некоторым замедлением процесса формирования пищедобывательной реакции. Разрушение миндалин у крыс через неделю после однократного обучения реакции избегания не препятствует воспроизведению этого навыка через четыре дня после операции [Parent et al., 1995]. При одностороннем выключении правой или левой миндалины через 24 ч или 10 дней после сеанса выработки реакции избегания оказывается, что время задержки реакции короче в том случае, если была выключена правая миндалина [Coleman-Mesches, McGaugh, 1995].

Результаты опытов на животных совпадают с клиническими наблюдениями. У двух амигдалэктомизированных пациентов не отмечено нарушений формирования ассоциаций между объектами двух разных сенсорных модальностей [Lee et al., 1995]. Двухстороннее поражение миндалин не приводит к амнезии. Дефект памяти носит строго избирательный характер, связанный с эмоциональной окраской событий [Markowitsch et al., 1994].

Сохранность миндалины наиболее существенна в том случае, когда возникает конкуренция между сосуществующими мотивациями и становится необходимым выбор доминирующей потребности, подлежащей удовлетворению в данный момент. Хорошей экспериментальной моделью подобной ситуации может служить выработка условно-рефлекторного переключения разнородных условных рефлексов по Э.А. Асратяну [Пигарева, 1983], когда один и тот же сигнал (звук) утром подкрепляется пищей, а вечером – болевым раздражением. Судя по проценту правильных оборонительных и пищевых условных реакций, на протяжении 40 дней не удалось выработать условнорефлекторное переключение у амигдалэктомизированных крыс. Вместе с тем решение подобной поведенческой задачи возможно, если искусственно создать достаточный дисбаланс между конкурирующими мотивациями и соответствующими им эмоциями: между голодом и страхом (табл.).

Таблица

**Влияние двухстороннего разрушения миндалины
на выработку условнорефлекторного переключения у крыс**

Сила тока, мА	Суточная пищевая депривация		3-суточная пищевая депривация	
	Интактные крысы	Оперированные крысы	Интактные крысы	Оперированные крысы
0,4	4(0)	5(0)	8(2)	8(5)
0,6	5(2)	5(0)	8(4)	8(4)
0,8	5(3)	5(0)	5(5)	5(0)
1,0	5(4)	5(0)	5(3)	5(0)
1,2	7(5)	7(4)	6(4)	6(1)
1,4	8(3)	8(5)	6(3)	6(0)

Цифры без скобок показывают количество крыс в каждой группе, а цифры в скобках – то количество животных, у которых удалось выработать условно-рефлекторное переключение (три опыта подряд – со 100-процентным выполнением как пищевых, так и оборонительных условных рефлексов) на протяжении 60 опытных дней.

Амигдалэктомизированные крысы справляются с этой задачей, если сильное болевое раздражение сочетается с односуточной пищевой депривацией или, напротив, слабое болевое раздражение применяется при сильном голоде после трехсуточной депривации. Иными словами, миндалина играет решающую роль в осуществлении переключающей поведенческой функции эмоций, т.е. в выборе мотивации, которая соответствует не только той или иной потребности, но и внешним условиям ее удовлетворения в данной ситуации и в данный момент.

Судя по новейшим данным, полученным с помощью позитронно-эмиссионной томографии, миндалина реализует свою переключающую функцию через хвостатое ядро. Миндалина вовлекается в процесс организации поведения на сравнительно поздних его этапах, когда актуализированные потребности уже сопоставлены с перспективой их удовлетворения и трансформированы в соответствующие эмоции. Так, введение никотина в миндалину крыс не влияло на потребление воды и соли при свободном доступе к воде и пище. У лишенных воды животных инъекция никотина в базолатеральное ядро миндалины блокировала потребление соли [Saad et al., 1995]. Поскольку неophobia представляет конкуренцию между пищевой и ориентировочно-оборонительной мотивацией и определяется потоками информации из миндалины и гиппокампа в прилежащее ядро, становится понятно, почему разрушение миндалины ослабляет страх перед незнакомой пищей [Burns et al., 1996].

Что касается прогнозирования вероятности удовлетворения потребности (вероятности подкрепления), оно реализуется «информационными» структурами мозга – гиппокампом и фронтальными отделами новой коры.

Наиболее ярким дефектом гиппокампэктомизированных животных оказалась их чувствительность к ситуациям с низкой вероятностью подкрепления условных сигналов (рис. 7.3). При вероятности подкрепления пищевых условных рефлексов, равной 100 и 50%, гиппо-кампэктомизированные крысы хотя и отстают от интактных, но все же справляются с задачей. Выработка условных рефлексов при вероятности подкрепления 33 и 25% оказалась для них недоступной. Напомним, что в опытах с условно-рефлекторным переключением вероятность подкрепления звука пищей является высокой в утренних опытах и низкой – в вечерних, а вероятность подкрепления того же звука болевым

раздражением носит прямо противоположный характер. После десяти дней безуспешных попыток выработать переключение оборонительных и пищевых условных рефлексов у крыс двухсторонняя гиппокампэктомия привела к формированию стабильного условно-рефлекторного переключения. Двухсторонняя гиппокампэктомия не только облегчает выработку условно-рефлекторного переключения, но и устраняет признаки эмоционального напряжения у этих животных, о чем судили по изменениям частоты сердцебиений. Повреждение дорзального гиппокампа крыс сказывается на обстановочном оборонительном условном рефлексе, не влияя на высоковероятную связь звукового стимула с болевым раздражением лап.

Способность гиппокампа реагировать на сигналы маловероятных событий позволяет рассматривать его как ключевую структуру для реализации компенсаторной (замещающей недостаток информации) функции эмоций. Эта функция проявляется не только в гипермобилизации вегетативных сдвигов (учащение сердцебиений, подъем кровяного давления, выброс в кровяное русло гормонов и т.п.), как правило, превышающих реальные нужды организма. Возникновение эмоционального напряжения сопровождается переходом к иным, чем в спокойном состоянии, формам поведения, механизмам оценки внешних сигналов и реагирования на них в соответствии с принципом доминанты А.А. Ухтомского. Не случайно ученик И.П. Павлова психиатр В. П. Осипов назвал «эмоциональной» первую стадию выработки условного рефлекса – стадию генерализации, которая по своим поведенческим, электрофизиологическим и нейроанатомическим характеристикам совпадает с проявлениями доминанты А.А. Ухтомского [Pavlygina, 1991, 1991a]. Эмоционально возбужденный мозг реагирует на широкий круг предположительно значимых сигналов, истинное значение которых – соответствие или несоответствие реальной действительности – выясняется лишь позднее по мере стабилизации условного рефлекса.

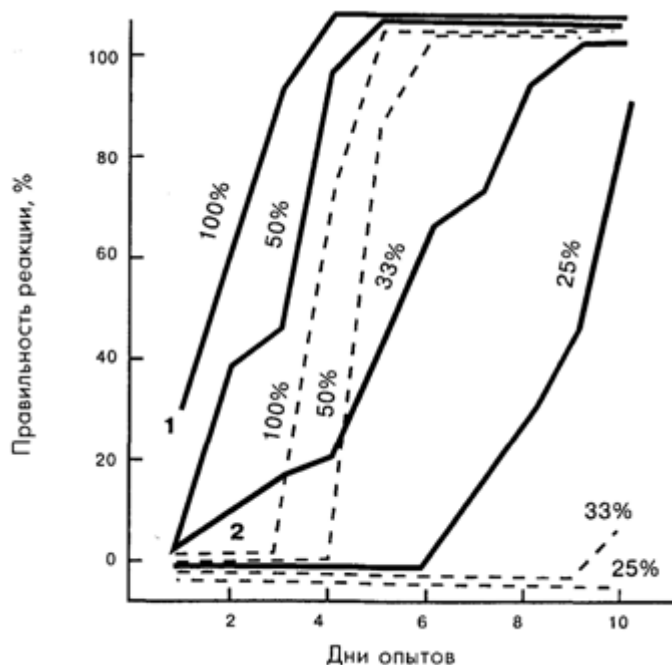


Рис. 7.3. Процент правильных условных пищевых реакций у контрольных (1) и гиппокампэктомированных (2) крыс при различной вероятности подкрепления условного сигнала

Если процесс упрочения условного рефлекса сопровождается уменьшением эмоционального напряжения и одновременно переходом от доминантного (генерализованного) реагирования к строго избирательным реакциям на условный сигнал, то возникновение эмоций ведет к вторичной генерализации. Нарастание эмоционального напряжения, с одной стороны, расширяет диапазон извлекаемых из памяти энграмм, а с другой – снижает критерии «принятия решения» при сопоставлении этих энграмм с наличными стимулами. Чем сильнее тревога, тем чаще субъект отвечает на нейтральный стимул как на аверсивный.

Предположительное доминантное реагирование целесообразно только в условиях прагматической неопределенности. Недостающая информация пополняется путем поискового поведения, совершенствования навыков, мобилизации хранящихся в памяти энграмм. Компенсаторное значение отрицательных эмоций заключается в их замещающей роли. Что касается положительных эмоций, то их компенсаторная функция реализуется через влияние на потребность, инициирующую поведение. В трудной ситуации с низкой вероятностью достижения цели даже небольшой успех (увеличение вероятности) порождает положительную эмоцию, которая усиливает потребность согласно правилу, вытекающему из «формулы эмоций».

В отличие от гиппокампа, вторая «информационная» структура мозга – фронтальная новая кора – ориентирует поведение на сигналы высоковероятных событий. На рис. 7.4А показан процент двигательных пищевых условных реакций у интактных крыс при различной вероятности подкрепления. Видно, что выработка условного рефлекса происходит тем медленнее, чем ниже вероятность подкрепления. После разрушения передних отделов новой коры (рис. 7.4Б) процесс формирования условного рефлекса при низкой вероятности подкрепления заметно ускоряется. Иными словами, сигналы с различной вероятностью их подкрепления пищей становятся одинаково эффективными. Этот результат представляет тем больший интерес, что, судя по имеющимся данным, фронтальные области коры головного мозга крыс не отличаются по своим основным функциям от фронтальной коры высших позвоночных, включая приматов.

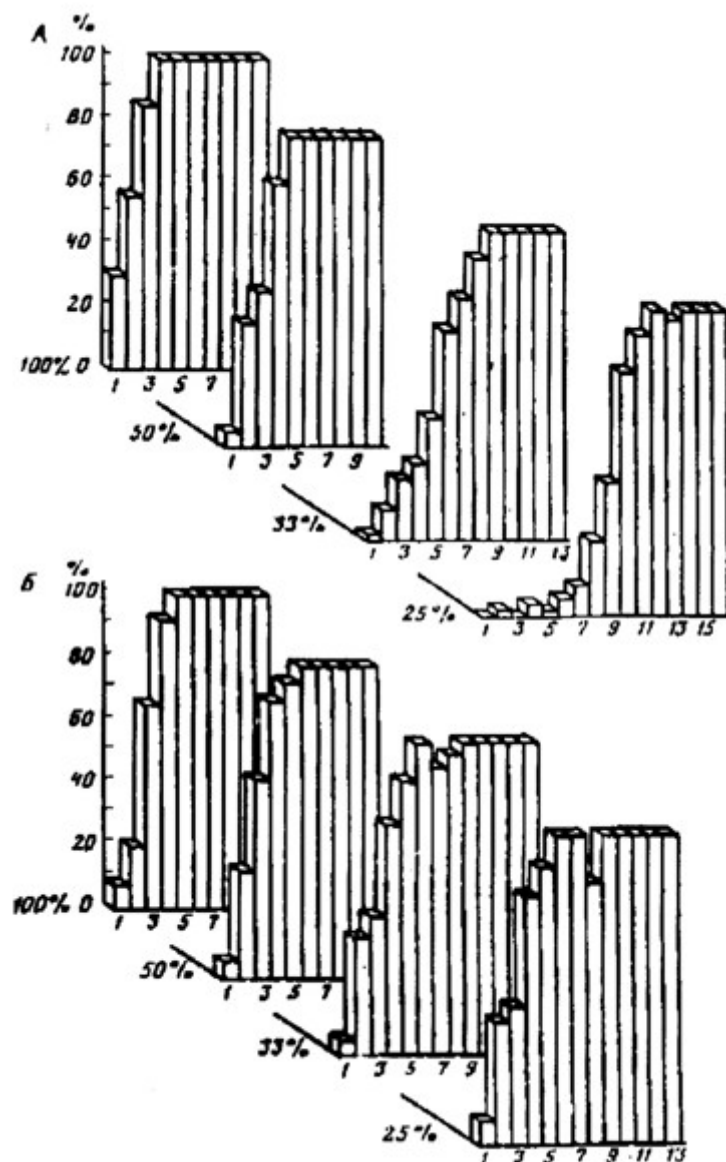


Рис. 7.4. Процент двигательных пищевых условных реакций у контрольных (А) и лобэктомированных (Б) крыс при различной вероятности подкрепления (по оси абсцисс — дни опытов)

Отметим, что у собак нарушение вероятностного прогнозирования наблюдается после удаления дорсолатеральных, а не медиобазальных областей префронтальной коры. Такому разделению функций соответствуют анатомические связи этих двух отделов фронтальной коры: дорсального — с гиппокампом, а вентрального — с миндалиной. Префронтальная кора обезьян получает зрительную информацию из нижневисочной коры, слуховую — из верхней, а соматосенсорную — из задней теменной. Информация, связанная с мотивацией и памятью, поступает из гипоталамуса, миндалины и гиппокампа. Префронтальная кора имеет две функции: извлечение из памяти необходимой информации и организация целенаправленного поведения путем взаимодействия с премоторной корой и базальными ганглиями. Блокада переднего стриатума и переднего бледного шара нарушает приобретение нового навыка у обезьян при сохранении ранее выработанного. Блокада заднего стриатума нарушает выполнение выработанного навыка, не препятствуя приобретению нового.

В префронтальной коре приматов обнаружены нейроны, связанные с прогнозированием местоположения пищи и ее качества. Так, активность нейронов префронтальной коры увеличивается сильнее, если ожидается предпочитаемая пища. Регистрация активности различных отделов префронтальной коры у человека с помощью позитронно-эмиссионной томографии показала, что при мысленном представлении эмоционально нейтральных событий преимущественно активируются дорсолатеральная префронтальная кора и задняя височная область, в то время как при мысленном представлении эмоционально окрашенных сцен более активны медиальная префронтальная кора и передняя височная область.

Интенсивность эмоционального напряжения безотносительно к его знаку связывают с активностью теменновисочных отделов правого полушария. Именно от нее зависит выход эмоционального напряжения на вегетативные функции, проявляясь сдвигами кожногальванического рефлекса, частоты сердечных сокращений, кровяного давления, секреции кортизона и т.п. Важная роль височной коры правого полушария в осуществлении эмоциональных реакций обнаружена и у животных. Что касается знака эмоций (положительного или отрицательного), то, по мнению Дейвидсон [Davidson, 1992] и Геллер [Heller, 1993], он зависит от соотношения активности левой фронтальной коры (ЛФК) и правой фронтальной коры (ПФК). Это правило В. Геллер представила в виде двух неравенств: $ЛФК > ПФК$ – положительные эмоции; $ПФК > ЛФК$ – отрицательные эмоции. При подаче субъекту неосознаваемых (невербализуемых) стимулов правое полушарие более чувствительно к эмоционально отрицательным, а левое – к эмоционально положительным.

В упомянутых работах остался без ответа вопрос о том, чем определяется специфика левой и правой фронтальной коры в генезе положительных и отрицательных эмоций? Было бы упрощением предполагать, что в этих двух мозговых образованиях непосредственно локализованы «центры» соответствующих эмоций. Согласно потребностно-информационной теории эмоций положительная эмоция возникает, когда имеющаяся информация превышает прогностически необходимую, а отрицательная – когда необходимая больше имеющейся. Если сопоставить эти неравенства с неравенствами В. Геллер, приведенными ранее, то можно сделать вывод о преимущественной связи ПФК с прагматической информацией, необходимой для удовлетворения потребности, т.е. приобретенной ранее и хранящейся в памяти, а ЛФК – с информацией, имеющейся в данный момент, которая поступила недавно. Это предположение имеет ряд экспериментальных доказательств.

Судя по электрической активности мозга, на первом этапе выработки классического условного рефлекса у собак преобладает левое полушарие, а по мере его закрепления – правое. Аналогичные данные получены и у человека с помощью позитронно-эмиссионной томографии. Ранее мы уже приводили данные о том, что возникновение мотивации сопровождается повышенной активностью передних отделов левого полушария. Вся совокупность полученных в настоящее время данных позволяет утверждать, что «закон Геодакяна» [Геодакян, 1992] о формировании в процессе эволюции новых функций первоначально в левом полушарии с последующим их перемещением в правое справедлив не только для филогенеза, но и для процесса индивидуального обучения. Именно учет специфики информационных (когнитивных) функций, осуществляемых левым и правым фронтальным неокортексом, позволяет ответить на вопрос о латерализации положительных и отрицательных эмоций и о той роли, которую эти мозговые структуры играют в генезе эмоциональных состояний.

Исключительно велика коммуникативная функция эмоций – порождение и восприятие выражения эмоций в мимике, голосе, физических характеристиках речи. По мнению ряда исследователей, около 90% эмоционального общения происходит на неречевом (несемантическом) уровне. При восприятии речи независимо от ее содержания мы можем судить об эмоциональном состоянии партнера (например, об аффектах тоски или тревоги) по таким показателям, как средняя длительность чистой речи, продолжительность пауз, отношение времени пауз к общему времени высказывания и скорость артикуляции [Фролов и др., 1994]. Подчеркнем, что оценка эмоционального состояния партнера по его мимике имеет собственный мозговой механизм, отличный от механизма идентификации партнера. Так двухстороннее повреждение височной коры нарушает узнавание знакомого лица, а одностороннее повреждение правой височной области достаточно для нарушения распознавания эмоциональной экспрессии. Двухстороннее повреждение миндалин, напротив, препятствует распознаванию мимики страха, не влияя на идентификацию знакомых и незнакомых лиц [Adolphs et al., 1995], а также интонационных признаков страха и гнева.

В процессах порождения и восприятия эмоциональной мимики мы вновь встречаемся с функциональной асимметрией мозга. Эмоциональное состояние субъекта преимущественно отражается на мимике левой половины лица, что свидетельствует о преобладающей активности правого полушария. Аналогичные данные получены и в опытах на макаках, что указывает на общность обнаруженной закономерности для всех приматов. Естественно, что эмоции распознаются лучше на фотографиях лиц, составленных из двух левых половин изображения. Правое полушарие (его центральная височная область) преобладает и при восприятии эмоциональной мимики. Правда, тщательно выполненное исследование обнаруживает достаточно сложную и динамичную картину взаимодействия полушарий при опознании эмоциональной лицевой экспрессии. При правильном опознании выражений радости, печали или эмоционально нейтральных лиц последовательно активируются фронтальная кора правого полушария, а затем – фронтальная кора левого. При ошибочных опознаниях активация левого полушария опережает активацию правого [Михайлова и др., 1996].

Завершая обзор взаимодействия передних отделов новой коры, гиппокампа, миндалины и гипоталамуса, мы приходим к выводу о том, что оно необходимо и достаточно для организации поведения в системе координат «потребности – вероятность их удовлетворения» с вовлечением механизмов, реализующих регуляторные функции эмоций. Что касается согласованной деятельности этих структур, то к ним в полной мере относится глубокая мысль А. А. Ухтомского о том, что «соподчинение физиологических приборов в порядке их нервной увязки есть процесс вынужденный и не предполагает для себя вмешательства какого-либо дополнительного, специального «координирующего центра» [Ухтомский, 1954].

На рис. 7.5 представлена схема взаимодействия мозговых структур в процессе организации поведенческого акта. Внутренние (метаболизм) и внешние (боль, запах и т.п.) побуждающие стимулы активируют мотивационные структуры гипоталамуса (ГТ), который, в свою очередь, активирует гиппокамп (ГИП) и передние отделы новой коры. Благодаря гиппокампу широкий круг внешних стимулов усиливает доминантное состояние. В случае совпадения этих стимулов с действием подкрепляющих факторов гиппокамп оказывается первым местом «встречи» сочетаемых афферентаций. При сформированном поведенческом акте в результате совместной деятельности гиппокампа и фронтальной коры (ФК) отбираются те внешние стимулы или их энграммы, которые ранее сопровождалось удовлетворением данной потребности. Путем сопоставления мотивационного возбуждения с наличными стимулами и с энграммами, извлеченными из

памяти, в миндалине (М) формируется эмоциональная окраска этих стимулов и энграмм, что ведет к выделению доминирующей мотивации, подлежащей первоочередному удовлетворению. Сложившаяся во фронтальной коре программа поступает в базальные ганглии, где путем взаимодействия с теменной корой вписывается в пространственные координаты предстоящего двигательного акта. Отсюда через моторную кору возбуждение поступает на эффекторные органы, реализующие целенаправленное поведение.

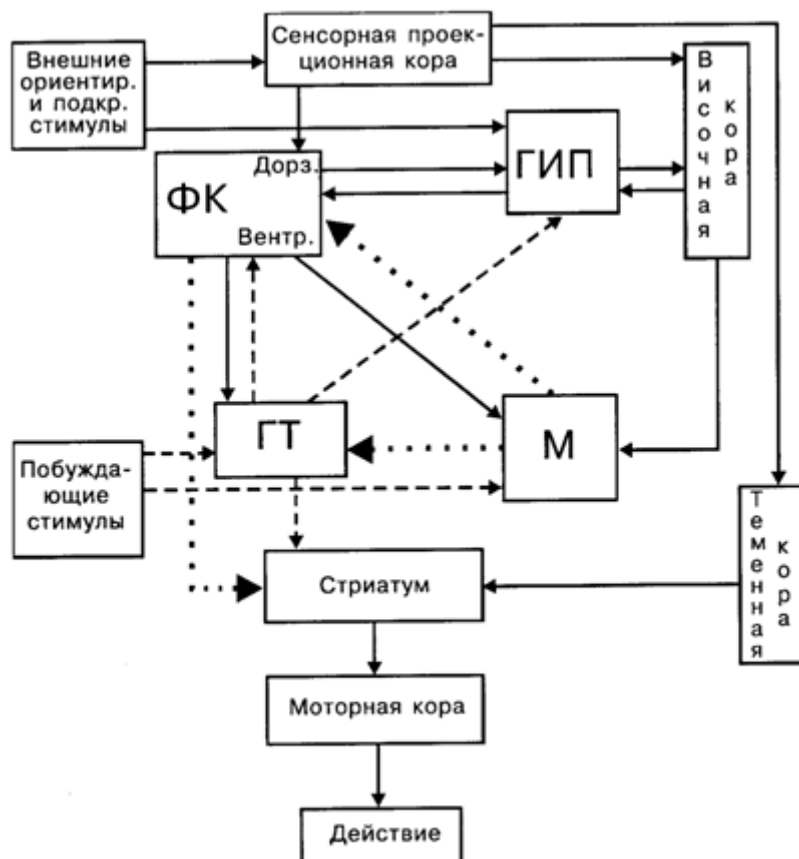


Рис. 7.5. Схема взаимодействия мозговых структур в процессе организации поведенческого акта: ФК– фронтальная кора; ГИП– гиппокамп; М– миндалина; ГТ– гипоталамус; сплошные линии – информационная афферентация, пунктирные – мотивационные влияния, точечные – эмоционально окрашенная афферентация

Исследование последствий хирургического, иммунологического или фармакологического выключения подробно описанных ранее мозговых образований привело к представлению о том, что индивидуальные особенности соотношения «информационной» системы (фронтальная кора и гиппокамп) с «мотивационной» системой (миндалина и гипоталамус) лежат в основе параметра экстра-интроверсии. Соотношение систем «фронтальная кора – гипоталамус» и «гиппокамп – миндалина» определяет другой параметр индивидуальных особенностей поведения, близкий по своим характеристикам параметру невротизма – эмоциональной стабильности (рис. 7.6). Гипотеза о том, что отношения между так называемой информационной системой (неокортекс и гиппокамп) и мотивационной системой (миндалина и гипоталамус) представляют биологический субстрат интроверсии – экстраверсии и что отношения между новой корой и гипоталамусом, с одной стороны, и гиппокампом и миндалиной, с другой, формируют основу невротизма, получила признание. Причем считается, что хотя эти идеи извлечены главным образом из опытов на крысах, они определенно обеспечивают достоверность концепции [Orebeke, 1988].



Рис. 7.6. Гипотетическая схема зависимости параметров интро-экстраверсии и эмоциональной стабильности – невротизма от индивидуальных особенностей взаимодействия мозговых структур

3. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СТРУКТУР МОЗГА, РЕАЛИЗУЮЩИХ ФУНКЦИИ ЭМОЦИЙ КАК ОСНОВУ ТЕМПЕРАМЕНТОВ

В качестве методов диагностики устойчивых (типологических) индивидуальных особенностей поведения мы использовали две поведенческие модели: тест на предпочтение вероятности, или ценности подкрепления и тест на сравнительную эффективность искусственных или зоосоциальных авersiveных стимулов. В опытах на собаках после разрешающего сигнала животное имело возможность подхода к одной из двух кормушек со 100%-ной мясосухарной смесью или 20%-ным подкреплением чистым мясом. При сопоставлении типологических особенностей собак, диагностированных с помощью методик, которые приняты в школе Павлова, обнаружилось, что холерики и флегматики предпочитают высоковероятное, хотя и менее ценное подкрепление, а меланхолики и сангвиники – менее вероятное получение предпочитаемой пищи [Руденко, Дьякова, 1993]. Это правило приобретает тем больший интерес при сопоставлении античных темпераментов (типов Павлова) с параметрами типологии Г. Айзенка, в которой эмоционально нестабильный экстраверт соответствует холерику, стабильный экстраверт – сангвинику, нестабильный интроверт – меланхолику, а стабильный интроверт – флегматику.

Факты, полученные ранее при избирательном хирургическом повреждении мозговых структур, позволяют предполагать относительное функциональное преобладание фронтальной коры и гипоталамуса у холериков и флегматиков, а гиппокампа и миндалины – у меланхоликов и сангвиников. Действительно, введение средних доз диазепама, угнетающих активность нейронов миндалины и гиппокампа, не повлияло на поведение собак первой группы. Что касается меланхоликов и сангвиников, то под влиянием диазепама их выбор полностью изменился: подобно холерикам и флегматикам,

они стали выбирать кормушку с малопривлекательным, но высоковероятным подкреплением.

Диаметрально противоположная картина наблюдалась при невротизации собак: у холериков и флегматиков отмечен переход к выбору маловероятного подкрепления, который мы склонны приписать усилению активности гиппокампа и ядер миндалевидного комплекса. Подтверждение высказанным ранее предположениям было получено при трансплантации эмбриональной ткани в интактный мозг крыс, поскольку в ранние сроки после пересадки трансплантат оказывает избирательное деактивирующее влияние на соответствующую структуру. В этих опытах в одну из поилок в 33% случаев подавали чистую воду, а во вторую – в 100% случаев 0,15%-ный раствор хинина. Пересадка эмбриональной ткани гиппокампа и миндалины в интактный мозг крыс привела к предпочтению того рукава лабиринта, посещение которого подкреплялось в 100% случаев слабым раствором хинина, что можно объяснить подавлением функций гиппокампа и миндалины [Зухарь и др., 1990].

Ценный материал для суждения о роли мозговых структур в детерминации индивидуальных особенностей поведения получен с помощью теста на сравнительную эффективность искусственных и зоосоциальных аверсивных стимулов [Симонов, 1976]. Опыты на крысах проводились в камере, разделенной на три части:

1. относительно просторная часть, постоянно освещенная рассеянным светом;
2. плексигласовый «домик» с открытой дверью и полом-педалью, давление на которую автоматически включало счетчик времени, усиление освещения и звук частотой 220 Гц при громкости 80 дБ или электрическое раздражение лап крысы-партнера силой в 1-2 мА;
3. расположенное рядом с «домиком» за тонкой прозрачной звукопроницаемой перегородкой помещение для партнера с полом в виде металлической решетки.

Регистрировалось время пребывания исследуемой крысы в «домике» на педали и вне ее, т.е. реакция активного избегания искусственных (свет плюс звук) и зоосоциальных (крик, двигательное возбуждение и выделение феромонов) аверсивных стимулов. Если по аналогии с данными Г. Айзенка и К. Юнга [Eysenck, 1975; Юнг, 1992] использовать сравнительную эффективность двух аверсивных воздействий – усиления освещенности и звучания тона или сигналов оборонительного возбуждения партнера в качестве показателя степени экстра-интроверсии, – то обнаружится, что трансплантация ткани фронтальной коры и гиппокампа, миндалины и гипоталамуса дает эффекты, сходные с повреждением одноименных структур. Деактивирующее влияние эмбриональной ткани фронтальной коры и гиппокампа ведет к сдвигу в направлении интроверсии: чувствительность к крику партнера падает. Трансплантация ткани миндалины и гипоталамуса, напротив, усиливает чувствительность к сигналам аверсивного состояния другой особи, т.е. экстравертированность подопытных крыс.

Говоря о роли мозговых макроструктур в индивидуальных (типологических) особенностях поведения, мы имели в виду эмоциональную сферу, т.е. темперамент, не касаясь таких индивидуальных черт, как личность и характер. Именно с эмоциональностью, регулируемой миндалиной, гипоталамусом и другими частями лимбической системы, связывает темперамент К. Клонингер [Cloninger, 1994]. Под характером он понимает индивидуальные особенности целей и ценностей, формируемых гиппокампом и неокортексом. С нашей точки зрения, личность – это индивидуально неповторимая композиция и внутренняя иерархия основных (витальных, социальных и

идеальных) потребностей человека, включая их разновидности сохранения и развития, «для себя» и «для других». Главенствующая, т.е. чаще других и продолжительнее других доминирующая, потребность – вот подлинное ядро личности, ее самая существенная черта. В свою очередь, характер есть индивидуальная выраженность и композиция дополнительных потребностей преодоления препятствий на пути к достижению цели (drive to resist compulsion), вооруженности знаниями и умениями (competence drive), подражания и экономии сил, присущих данному человеку. Если темперамент в значительной мере задан генетически, то при всем значении природных задатков и способностей личность и характер формируются под решающим влиянием конкретной социальной среды.

4. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИЙ НА ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И ОБЪЕКТИВНЫЕ МЕТОДЫ КОНТРОЛЯ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Сам факт генерирования эмоций в ситуации прагматической неопределенности предопределяет и объясняет их адаптивное компенсаторное значение. Дело в том, что при возникновении эмоционального напряжения объем вегетативных сдвигов (учащение сердцебиений, подъем кровяного давления, выброс в кровяное русло гормонов и т.д.), как правило, превышает реальные нужды организма. По-видимому, процесс естественного отбора закрепил целесообразность этой избыточной мобилизации энергетических ресурсов. Когда неизвестно, сколько и чего потребуется в ближайшие минуты, лучше пойти на излишние траты, чем в разгар напряженной деятельности – борьбы или бегства – остаться без достаточного метаболического обеспечения.

Но компенсаторная функция эмоций отнюдь не исчерпывается гипермобилизацией вегетатики. Возникновение эмоционального напряжения сопровождается переходом к иному, чем в спокойном состоянии, формам поведения, принципам оценки внешних сигналов и реагирования на них. Физиологически суть этого перехода можно определить как возврат от тонко специализированных условных реакций к реагированию по принципу доминанты А.А. Ухтомского. Так, в ситуации потенциальной, но неясной угрозы человек (охотник, сыщик, разведчик) начинает реагировать на любое событие в окружающей среде – шорох, треск ветки, мелькнувшую тень – как на сигнал опасности. Он замирает, прячется, направляет оружие, иными словами, демонстрирует множество «ложных тревог», чтобы избежать тот «пропуск сигнала», ценой которого может оказаться собственная жизнь.

Закономерные изменения количества и характера ошибок по мере увеличения эмоционального напряжения были систематически исследованы в лаборатории М.В. Фролова [Фролов, 1987]. Перцептивную деятельность операторов – начинающих парашютистов – регистрировали на нескольких этапах приближения к моменту парашютного прыжка: сразу же после посадки в самолет, при взлете, в период набора высоты, во время прыжков других парашютистов, прыгавших по очереди до исследуемого лица, а также непосредственно перед прыжком. Тахистоскопически предъявляемые зрительные образы представляли собой арабские цифры с уровнем шумов от 10 до 30%; половина кадров экспонировала «чистый» шум. На рис. 7.7 представлены примеры зашумленной цифры «9» (В) и «чистого» шума (Б). Объективным показателем степени эмоционального напряжения служила нормированная сумма электрокардиографических параметров – средней длительности интервала $P-R$ и амплитуды зубца T .

Анализ изменения вероятности ошибок, допускаемых оператором по мере увеличения эмоционального напряжения на последовательных этапах полета, показал, что увеличение эмоционального напряжения и переход к реагированию по принципу доминанты сопровождается уменьшением количества ошибок типа «пропуск сигнала», когда субъект принимает цифру за шум, и увеличением количества «ложных тревог», когда субъект принимает шум за объективно несуществующую цифру. Что касается ошибочных идентификаций символа (субъект принимает демонстрируемую ему цифру за другую), их количество сперва уменьшается, а потом начинает увеличиваться.

Исследование динамики пространственно-временных параметров электроэнцефалограммы в процессе опознавания зашумленных зрительных стимулов показало, что ошибки разного типа характеризуются специфическими особенностями когерентных характеристик предстимульных ЭЭГ. На рис. 7.8 схематически представлены когерентные внутриволновые связи при ошибках типа «ложная тревога» (А) и «пропуск сигнала» (Б). Толстые линии соответствуют наиболее значительным когерентным взаимосвязям. При «ложных тревогах» когерентность в диапазоне бета-частот максимально возрастает в передних отделах правого полушария, а при «пропусках сигнала» повышается синхронность альфа-активности в переднезадних отделах того же правого полушария. Лидирующая роль этого полушария в генезе ошибок перцептивной деятельности на фоне эмоционального напряжения хорошо согласуется с многочисленными данными о преимущественном отношении правого полушария к отрицательным эмоциям человека.

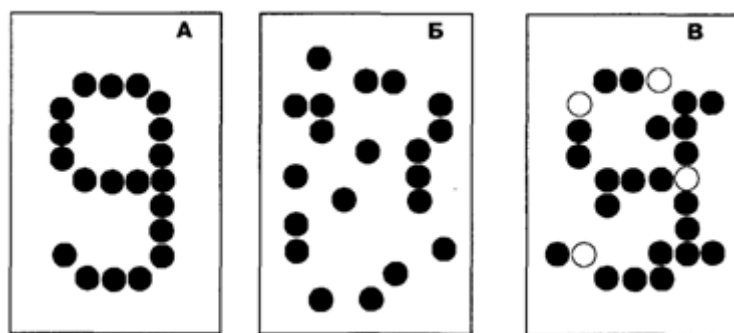


Рис. 7.7. Образцы зрительных сигналов, предъявляемых для опознавания:

А – цифра «9»; В – зашумленный сигнал (светлые кружки – элементы, изъятые из контура цифры); Б – шум

Устойчивость оператора к дезорганизующему влиянию чрезмерного эмоционального напряжения зависит, разумеется, и от его индивидуально-типологических особенностей. В экспериментах с влиянием экзаменационного стресса на распознавание зрительных образов была выявлена повышенная уязвимость лиц, диагностированных с помощью психологических опросников в качестве интровертов с высоким уровнем тревоги, по сравнению с представителями других исследованных групп, не обнаруживших достоверных различий в качестве выполняемой деятельности. На рис. 7.9 по оси ординат отложен процент всех допущенных ошибок непосредственно перед экзаменом, определяющим профессиональную пригодность операторов (I), и спустя 1 ч после него (II). Как следует из рисунка, в ситуации стресса количество ошибок у интровертов с высоким уровнем тревоги (1) значительно превышает количество ошибок, зарегистрированных у представителей всех остальных групп (2), хотя вне стресса «тревожные» интроверты справляются с заданием даже несколько лучше, чем остальные участники эксперимента.

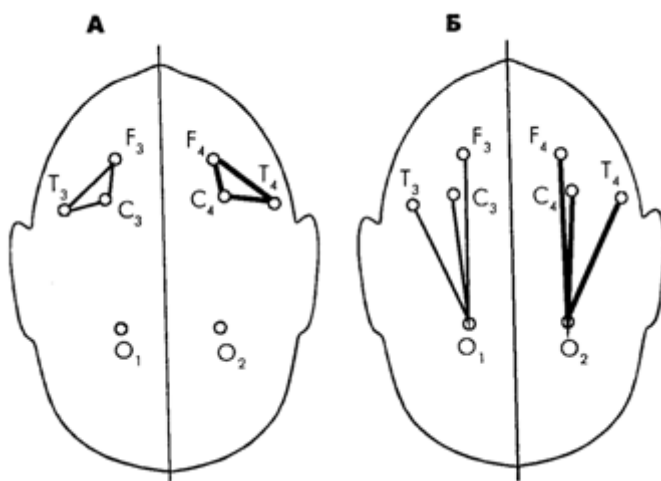


Рис. 7.8. Когерентные внутриполушарные связи ЭЭГ при ошибках типа «ложная тревога» (А) и «пропуск сигнала» (Б). Отведения ЭЭГ – по системе «10–20» (см. гл. 2)

До сих пор мы говорили о влиянии на эффективность деятельности сравнительно высоких степеней эмоционального напряжения, диагностируемого с помощью интегрального показателя характеристик ЭКГ, регистрации скорости артикуляции речи (количества слогов в секунду) и анализа эмоционально значимых параметров ударных гласных звуков, инвариантных к лексико-грамматическому составу речи и индивидуальным особенностям дикторов. На рис. 7.10 представлен пример результатов подобного анализа речи у трех пилотов во время тренировок на авиатренажере, когда намеренно вводились отказы навигационного оборудования и двигателей. Материалом для анализа служили записи радиопереговоров с руководителем тренировочных занятий. Признаки эмоционального напряжения, диагностированные согласно решающему правилу (сплошная разделительная линия на рисунке), обведены пунктирной кривой. В этой серии экспериментов при распознавании состояний «норма» и «эмоция» были допущены только две ошибки у одного из трех пилотов, обозначенного черным квадратом.

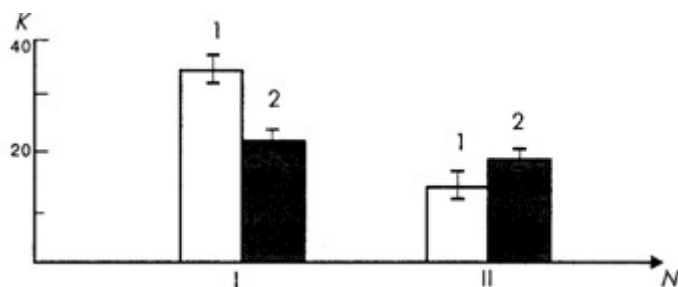


Рис. 7.9. Процент допущенных сверх нормы (100%) ошибок (К) перед экзаменом (I) и спустя час после него (II) у интравертов с высоким уровнем тревоги (1) и представителей всех остальных групп (2). Норма, определенная за семь дней до экзаменов, на графиках не показана

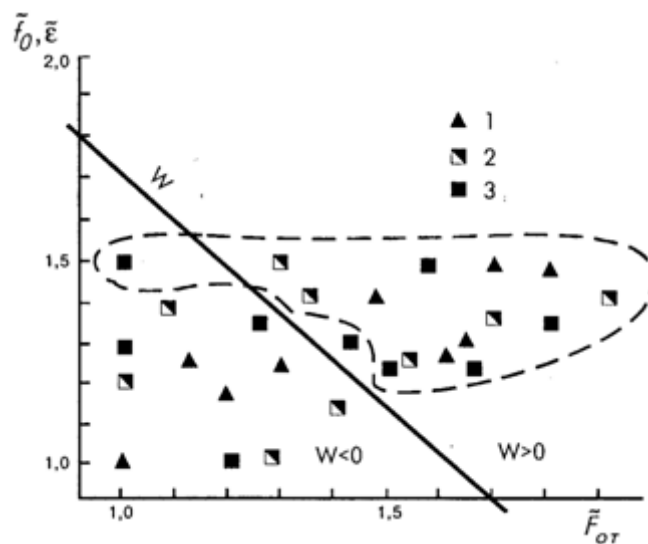


Рис. 7.10. – относительные значения частоты нулей, центроида спектра и частоты основного типа речи соответственно

Но деятельность ухудшается и при уменьшении активации и исчезновении ее эмоциональной окраски, что нередко наблюдается в условиях монотонии (рис.7.11). При падении уровня активации ниже определенного оптимума, когда состояние оператора утрачивает эмоциональную окраску, а его деятельность становится утомительно монотонной, наблюдается картина, прямо противоположная той, которую мы видели в условиях эмоционального стресса. «Ложных тревог» нет, но количество пропущенных значимых сигналов неуклонно увеличивается. Нетрудно себе представить, к каким драматическим последствиям это может привести, если мы имеем дело не с участником эксперимента, а с оператором, управляющим сложнейшей транспортной или энергетической системой.

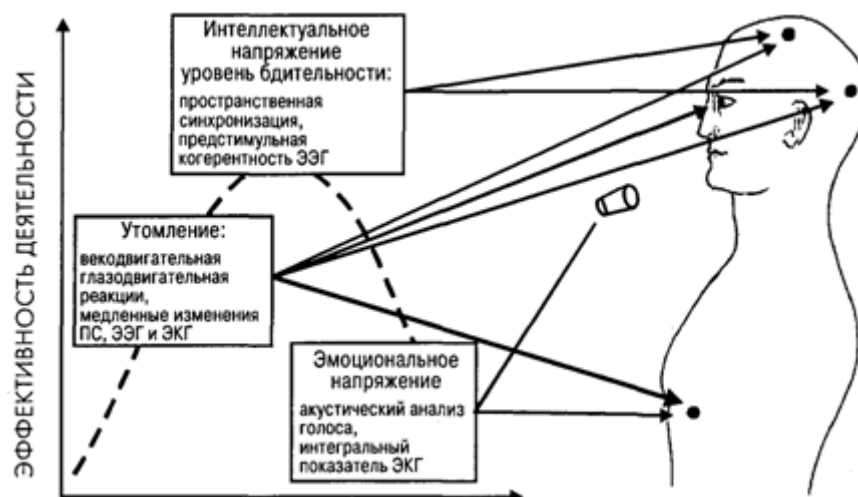


Рис. 7.11. Комплекс методов оценки функционального состояния оператора: ПС – пространственная синхронизация; ЭЭГ – электроэнцефалограмма; ЭКГ – электрокардиограмма

СТЕПЕНЬ АКТИВАЦИИ

Полученные экспериментальные факты показывают, что даже в том случае, когда эмоциональное напряжение связано с мотивацией, посторонней для выполняемой

человеком работы, это напряжение не оказывает однозначно дезорганизирующего влияния. Умеренная степень эмоционального напряжения способна повысить эффективность деятельности и уменьшить количество допускаемых субъектом ошибок. Благоприятное влияние эмоций особенно отчетливо проявляется в случае, когда эти эмоции возникают на базе потребности, мотивирующей данную деятельность субъекта, и органически с ней связаны. Именно здесь мы встречаемся с адаптивно-компенсаторной функцией положительных эмоций, которая реализуется через влияние на потребность, инициирующую поведение. В трудной ситуации с низкой вероятностью достижения цели даже небольшой успех (увеличение вероятности) порождает положительную эмоцию воодушевления, которая усиливает потребность достижения цели согласно правилу, вытекающему из «формулы эмоций».

Примером компенсаторной функции эмоций на популяционном уровне может служить подражательное поведение, характерное для эмоционально возбужденного мозга. Когда субъект не располагает данными или временем для самостоятельного и вполне обоснованного решения, ему остается положиться на пример других членов группы. Поскольку вероятность подкрепления сигналов, исходящих от них, остается проблематичной, имитационное поведение далеко не всегда является оптимальным, а в случае массовой паники нередко ведет к катастрофическим последствиям.

Таков самый краткий обзор адаптационных функций эмоций на индивидуальном и популяционном уровнях. В отличие от концепций, оперирующих такими категориями, как «отношение», «значимость», «смысл» и т.п., предлагаемый подход четко определяет ту объективную реальность, которая получает субъективное отражение в эмоциях человека и высших животных: потребность и вероятность ее удовлетворения. Именно эти два фактора делают события значимыми для субъекта, придают им личностный смысл и побуждают субъекта не только переживать, но и действительно реализовать свое отношение к окружающему миру и к самому себе.

Глава 8 ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ

1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ

Наиболее часто функциональное состояние (ФС) определяют как фоновую активность нервных центров, при которой и реализуется та или иная конкретная деятельность человека. В классической физиологии такое представление о функциональном состоянии выразилось в том, что оно соотносилось с одной или несколькими характеристиками нервной ткани. Так, И.П. Павлов связывал ФС с тонусом коры больших полушарий или ее возбудимостью. Продолжая эти исследования, П.С. Купалов показал, что ФС отражается не только в изменении возбудимости головного мозга, но и в уровне его реактивности и лабильности. В работах А.М. Зимкиной ФС оценивается по совокупности средних значений возбудимости, реактивности и лабильности нервной системы.

Современное представление о ретикулярной формации (РФ) с ее активирующими и инактивирующими отделами и лимбической системе, определяющей мотивационное возбуждение, а также изучение нейронных механизмов регуляции ФС дают основание

рассматривать его как особый класс функциональных систем, связанных с так называемой модулирующей системой мозга.

2. РОЛЬ И МЕСТО ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ В ПОВЕДЕНИИ

Функциональные состояния, регулируемые модулирующей системой мозга – необходимая составляющая любого вида деятельности и поведения. Хорошо изучены отношения между уровнем активации мозга и эффективностью выполнения различных действий, операций, навыков, а также обучения. Они обычно описываются куполообразной кривой, показывающей, что наиболее высокие результаты деятельности достигаются не при самой высокой, а при более низкой активации нервной системы, получившей название оптимального функционального состояния.

Манипуляция фармакологическими веществами и электрической стимуляцией ретикулярной формации показала, что с изменением уровня активации нервной системы эффективность исполнения и обучения смещается по куполообразной кривой. По данным Р. Кардо, инъекции хлорпромазина снижают уровень активации в мозге и ухудшают выполнение инструментальных условных рефлексов избегания у крыс. На этом фоне дополнительное введение амфетамина оказывает на нервную систему активирующий эффект. Малые дозы инъекций улучшают условно-рефлекторную деятельность, а большие – тормозят ее. В опытах Д. Берлайна эффект амфетамина суммировался с действием сенсорных раздражителей (шумом). Меняя оба фактора по интенсивности, можно было создать при разных их комбинациях оптимальные условия для обучения крыс инструментальным условным рефлексам. Сверхвозбуждение, создаваемое шумом или фармакологическим воздействием или их комбинацией, вело к ухудшению деятельности. Исследование влияния интенсивности электрической стимуляции ретикулярной формации на время реакции выбора у обезьян и простой двигательной реакции у кошки показало, что увеличение интенсивности электрического тока до известных пределов сопровождается сокращением времени реакций. После достижения некоторого уровня электрическая стимуляция не сокращает, а увеличивает время двигательной реакции.

В экспериментах, проведенных в группе М. Франкенхойзер, испытуемые сами регулировали уровень своей активации, работая на эргометре с разным напряжением. Мерой ее интенсивности служила частота сердцебиений. Как установлено, время реакции выбора на зрительные стимулы было наименьшим при средних значениях физической нагрузки, соответствующей частоте сердечных сокращений около 120 ударов в минуту.

Кроме того, многочисленные данные также свидетельствуют о зависимости обучения от функционального состояния. В работах В. Зингера (Singer, 1982) отображена зависимость изменения свойств нейронов – детекторов зрительной коры котят в сенситивный период – от сохранности стволовой и таламической активирующих систем мозга. Закрытие одного глаза во время сенситивного периода или изменение положения его в орбите (искусственное косоглазие) приводило к потере бинокулярных свойств у нейронов зрительной коры. Однако одностороннее разрушение медиального таламуса – активирующей системы – делало формирование этих аномальных связей невозможным только в полушарии, противоположном разрушенному таламусу. В то же время совмещение зрительной стимуляции с электрическим раздражением РФ среднего мозга или таламуса, проецирующегося к исследуемой коре, позволяет изменить свойства нейронов у парализованного животного.

В опытах Б.И. Котляра [1989] по формированию условных связей у нейронов гиппокампа кролика при сочетании звука с электрокожным раздражением была выявлена особая форма условного рефлекса – ассоциативный тонический ответ (в виде увеличения фоновой активности у обучающегося нейрона в межстимульные интервалы времени). Было показано, что успешность выработки условного рефлекса зависит от присутствия этой тонической активности. «Ошибки» нейрона приходились на периоды с неожиданным ее снижением. Таким образом, изменение функционального состояния нейрона, стимулируемое уже самой процедурой обучения, является непременным условием его успешности.

Возможность оптимизировать обучение детей за счет управления их состоянием была исследована К. Мангиной [Mangina, 1989]. Он показал, что успевающие дети работают в определенном – оптимальном – коридоре функциональных состояний. Проводя контроль электрической активности кожи (см. гл. 2) и изменяя ФС, он ускорил у детей с задержкой развития формирование ряда когнитивных навыков и повысил их успеваемость в школе. Данные, свидетельствующие о зависимости обучения от модулирующих влияний, позволяют говорить о трех факторах, которые необходимы для ассоциативного обучения: наличии условного сигнала, подкрепления и активирующих модулирующих влияний.

3. МОДЕЛИРУЮЩАЯ СИСТЕМА МОЗГА

3.1. Стволово-таламо-кортикальная система

Исследования Дж. Морuzzi и Г. Мэгюна привели их к открытию в стволе на уровне среднего мозга неспецифической системы, или мезенцефалической ретикулярной формации, активирующей кору больших полушарий. Они установили, что высокочастотная электрическая стимуляция стволовой РФ вызывала увеличение бдительности животного и пробуждение его ото сна; низкочастотная стимуляция оказывала противоположное воздействие, вызывая состояние покоя, а разрушение неспецифической системы ствола мозга приводило животное в коматозное состояние.

Позже неспецифическая система была найдена и в таламусе. Вначале казалось, что эта система распространяет на кору исключительно синхронизирующие ритмические влияния, так как легко воспроизводит ритм низкочастотного (около 10 Гц) электрического раздражения неспецифических ядер таламуса (recruiting response), широко распространяя его на кору. Однако Г. Джаспер обнаружил, что сенсорное раздражение вызывает локальное и модально-специфическое подавление искусственно вызванных потенциалов «вовлечения». В 1955 г. он сформулировал свою теорию о диффузно-проекционной таламической системе, согласно которой неспецифические ядра таламуса влияют на кору, вызывая ЭЭГ- десинхронизацию в виде разрушения регулярной медленно-волновой активности. Таламическая неспецифическая система создает локальную активацию коры, проецируясь к ее отдельным зонам, воспринимающим сенсорные сигналы от модально-специфических путей. Это отличает ее от РФ ствола мозга, вызывающей генерализованную активацию, которая захватывает обширные зоны коры. Последняя более длительна и менее устойчива к угашению при многократном воспроизведении одним и тем же стимулом по сравнению с реакцией активации таламического происхождения. Эти различия позволяют связывать функцию стволовой неспецифической системы с поддержанием в мозге определенного уровня фоновой активности, а таламическую неспецифическую систему – с селективным вниманием и локальным ориентировочным рефлексом. Вместе с тем при выполнении человеком задания, требующего бдительности и внимания, таламическая и стволовая РФ действуют

совместно – в обеих структурах наблюдается одновременное увеличение локального мозгового кровотока.

Нейроны коры во время ЭЭГ-десинхронизации обнаруживают признаки активации в виде: 1) снижения порога возбудимости нейронов на адекватное раздражение; 2) усиления свойства полимодальности – под влиянием неспецифической активации нейрон начинает отвечать на стимулы тех модальностей, которые он игнорировал в отсутствии активации, и 3) увеличения лабильности, которое может быть измерено по укорочению циклов восстановления вызванных потенциалов и по изменению частотного состава реакции усвоения ритма сенсорного раздражения биотоками мозга. Все эти эффекты наблюдаются вместе с увеличением негативности постоянного потенциала коры, представляющим механизм медленной модуляции ФС. Вместе с тем ФС нейронов определяется не только сдвигом постоянного потенциала, но и ритмической модуляцией, создаваемой основными ритмами биотоков мозга. Показано, что максимальная возбудимость сенсорных нейронов и выполнение двигательных реакций синхронизированы с определенной фазой альфа-ритма у человека и тета-ритма у животных. Ритмическая активность мозга, синхронизируя во времени возбудимость удаленных нейронов, создает условия для их взаимодействия в процессе реализации той или иной функции, а также при обучении.

Стремление понять функциональное назначение ритмов мозга стимулировало исследователей к изучению нейронов таламуса как структуры, особенно склонной к генерации ритмической волновой активности. Исследование влияний таламуса на кору показало существование в нем нейронных пейсмекеров для низкочастотных ритмов. Они были найдены в его специфических ядрах [Andersen, Anderson, 1968] и в неспецифическом таламусе [Данилова, 1985]. При спокойном состоянии животного эти нейроны имеют тенденцию разряжаться последовательностью пачек спайков. Их появление коррелирует с возникновением в ЭЭГ кошки барбитуровых и сонных веретен и медленных альфа-подобных волн с частотой 3–4 Гц у кролика, характерных для спокойного состояния животного. Пачечные разряды нейронов таламуса фазовоспецифичны, они привязаны к определенным фазам медленных волн фоновой ЭЭГ, вызванных потенциалов и реакции усвоения ритма мелькающего света. Нейроны неспецифического таламуса обладают свойством авторитмичности. Они обнаруживают эффект резонанса на частоте альфа-подобных колебаний ЭЭГ у кролика. Его можно выявить путем предъявления мелькающего света на частоте, совпадающей с резонансной частотой таламического пейсмекера.

Сенсорные раздражения (звуковые, кожные и др.) вызывают в неспецифическом таламусе реакцию десинхронизации в виде разрушения пачек спайков и замены их одиночными спайками [Данилова, 1985]. Нейронная таламическая реакция десинхронизации соответствует появлению в коре ЭЭГ-реакции активации.

Таким образом, таламические структуры мозга работают в двух режимах: в режиме пачечных разрядов, вызывая в ЭЭГ синхронизированные и ритмические колебания, и в режиме десинхронизации пачек спайков. Последнему соответствует появление ЭЭГ-реакции активации. У человека она обычно выглядит в виде подавления, блокады альфа-ритма, который замещается иррегулярной активностью низкой амплитуды. Именно поэтому ее часто рассматривали как выражение десинхронизации регулярной нейронной активности. Однако стремительный рост количества работ, в которых констатируется усиление гамма-колебаний во время когнитивной деятельности, указывает на наличие в составе реакции активации компонента высокочастотной синхронизации нейронной активности.

В свете этих данных некоторые исследователи обращают внимание на то, что термин «десинхронизация ЭЭГ» вводит в заблуждение, если используется как синоним неспецифической реакции активации [Steriade, 1996]. У млекопитающих, включая человека, 40-герцовые колебания наблюдаются в таламусе и коре в связи с состоянием направленного внимания [Ribary et al., 1991; Murthy, Fetz, 1992]. У кошки 40-герцовый ритм возникает во фронто-париетальной коре, когда она следит за мышью [Bouyer et al., 1981]. Сорока-герцовые осцилляции увеличиваются во время зрительной стимуляции, отвечающей детекторным свойствам сенсорных нейронов [Eckhom et al., 1988]. Сорокагерцовые осцилляции возникают у нейронов синхронно и в фазе, связывая одним ритмом разные нейроны зрительной коры одного полушария, а через коллозальные связи – нейроны моторной коры обоих полушарий [Nunez et al., 1992].

Описана синхронизация вызванных ответов нейронов коры на частоте гамма-колебаний (30–120 Гц). Она возникает под влиянием сенсорной активации [Gray, Singer, 1989], решения сенсомоторной задачи [Murthy, Fetz, 1992] и других активирующих факторов. Высокочастотная электрическая стимуляция РФ ствола мозга усиливает гамма-колебания на частоте 45 Гц в фокальных потенциалах зрительной коры (поле 17) и одновременно увеличивает синхронизацию вызванных ответов многих нейронов зрительной коры, вызываемых предъявлением движущейся полоски [Munk et al., 1996]. При этом увеличение синхронизации вызванной спайковой активности на движущийся зрительный стимул наблюдается только у тех нейронов, которые обнаруживают общую селективную чувствительность к параметрам зрительного стимула. Полагают, что эффект синхронизации нейронной активности на частоте гамма-колебаний, возникающий в составе неспецифической реакции активации, выполняет функцию сенсорной группировки, необходимой для процесса восприятия, или интеграции нейронов в общую функциональную систему, которая обеспечивает выполнение определенного сенсомоторного акта.

Новый взгляд на механизм ритмической активности нейронов связан с открытием разнопороговой кальцевой проводимости. Установлено, что высокопороговые кальцевые каналы в основном представлены на дендритах, тогда как низкопороговые локализованы преимущественно на соматических клетках [Llinas, 1988]. Оптимальными условиями для срабатывания низкопороговых кальцевых каналов являются гиперполяризационные изменения мембранного потенциала. Высокопороговые кальцевые каналы реагируют на возбуждающий сигнал, если он приходит на фоне деполяризации ее мембранного потенциала. А то, что разнопороговые кальцевые каналы представлены на одном нейроне, определяет его способность генерировать ритмическую активность в двух частотных диапазонах. Переход от генерации ритма в одном частотном диапазоне к другому связан со сменой локуса активации кальцевых каналов на нейроне. Выбор каналов для активации определяется уровнем мембранного потенциала. Два режима генерации ритмической активности в зависимости от уровня мембранного потенциала описаны для нейронов таламуса. Если клетка слегка деполяризована, то она работает на частоте 10 Гц, а если она гиперполяризована, то разряжается пачками спайков с частотой 6 Гц.

М. Стериате [Steriade et al., 1993] подчеркивает особую роль в генезе корковых 40-герцовых ритмов интраламинарных ядер таламуса и особенно n. centralis lateralis (nCL). В nCL выделены нейроны, которые во время бодрствования и быстрого сна разряжаются пачками спайков с необычно высокой частотой потенциалов действия внутри пачки (800–1000 Гц). Частота следования пачек составляет 20–80 Гц, она регулируется величиной сдвига мембранного потенциала в сторону деполяризации. Чем он больше, тем больше частота осцилляции. Генерацию интраламинарными ядрами 40-герцового ритма

связывают с появлением у них резонансного состояния, которое обеспечивает широкое распространение гамма-колебаний по коре. Клетки nCL приспособлены как к генерации 20–40-герцового ритма во время активного бодрствования, так и 7–10-герцового во время сонных веретен [Steriade et al., 1993].

Высказывают предположение о причастности к генерации гамма-колебаний и ретикулярного ядра таламуса (n. Ret). В нем обнаружены нейроны с потенциалзависимым пейсмекерным механизмом. Они генерируют ритмическую активность в виде одиночных потенциалов действия, следующих с частотой около 40 Гц и имеют ГАМК-ергические синапсы на нейронах других ядер таламуса. n. Ret плотно иннервировано моноаминоергическими и холинергическими афферентами. Из-за стратегической позиции n. Ret – на выходе к коре – предполагают его ключевую роль в генезе и распространении гамма-колебаний, которые связаны с состоянием фокусированного внимания [Pinault, Deschenes, 1992].

Усиление 40-герцового ритма в коре имеет холинергическую природу так же, как и реакция ЭЭГ-десинхронизации. Холинергические системы распространяют свою модуляцию во время бодрствования и быстрого сна. Это два состояния, при которых быстрые кортикальные ритмы присутствуют в коре [Steriade et al., 1990]. Стимуляция мезопонтийных холинергических ядер вызывает отчетливое появление в таламокортикальной системе 40-герцовых осцилляций. Данный эффект опосредован мускариновыми рецепторами неокортекса [Steriade et al., 1991].

Передача информации о сенсорных сигналах осуществляется в результате согласованного взаимодействия специфической и неспецифической систем мозга. На уровне таламуса специфическая система представлена релейными специфическими и ассоциативными ядрами. Неспецифическую систему образует несколько групп ядер. Неспецифические нейроны таламуса, так же как и стволовой РФ, не получают прямого входа от сенсорных органов, а лишь от коллатералей специфических путей.

Активирующие влияния от неспецифической системы сходятся со специфическими на клетках коры. Слияние этих двух потоков – необходимое условие для восприятия и осознания действующего стимула. Ю.Л. Гоголицын и Ю.Д. Кропотов, изучая нейронную активность неспецифического таламуса у человека, показали, что опознание буквы и цифры в трудных условиях наблюдения происходит, если реакция этих нейронов длится не менее 300 мс. По данным Э.А. Костанова [1983], который изучал ВП на предъявление осознаваемых и неосознаваемых слов, неосознаваемый стимул вызывает более диффузную и более слабую активацию коры больших полушарий, чем слово, которое осознается (см. гл. 12).

В какой мере стволовая РФ непосредственно оказывает активирующее влияние на кору? Утверждение, что РФ среднего мозга имеет прямой выход на кору и поэтому прямо влияет на проведение сигнала в коре, основано на косвенных доказательствах, полученных в поведенческих и физиологических опытах. Так, показано, что высокочастотная электрическая стимуляция (100–300 Гц) РФ ствола вызывает снижение сенсорных порогов, в том числе порога временной дискретности. В опытах Д. Линдсли, выполненных на кошках и обезьянах при предъявлении парных вспышек света, после ретикулярной стимуляции в зрительной коре ВП возникал на каждую вспышку при интервале между ними в 50 мс, тогда как до раздражения обе вспышки воспринимались слитно, что подтверждалось появлением не двух, а одного ВП. В опытах Дж. Фустера, выполненных в той же лаборатории, у обезьяны с хорошо выработанным инструментальным рефлексом высокочастотная электрическая стимуляция

мезенцефалической РФ увеличивала количество правильных реакций выбора изображений нужного предмета при очень коротком времени

его экспозиции, а также значительно сокращала латентное время самой реакции.

Однако никогда не были точно показаны анатомические связи стволовой РФ с корой. Вместе с тем данные об основных медиаторных системах мозга позволяют предположить холинергическую основу реакции активации. В мозге выделено четыре основных медиаторных системы: ДА-ергическая, НА-ергическая, серотонин-ергическая и холинергическая. Кора получает широкие проекции от дофаминергических, норадреналинергических и серотонинергических афферентов. Но эти системы не обнаружили корреляции с ЭЭГ-активацией, вызываемой электрическим раздражением РФ среднего мозга. Увеличение кортикальной активации связано с увеличением высвобождения ацетилхолина (АХ) в коре. Таким образом, неспецифическая система ствола мозга действует на кору через холинергические афференты. Конечное звено корковой активации холинергично и представлено мускариновыми (М-) рецепторами нейронов коры, реагирующими на АХ.

Это доказывает локальное приложение АХ к коре, которое оказывает возбуждающее действие примерно на 50% корковых нейронов и которое блокируется атропином, избирательно действующим на М-рецепторы. Установлено, что сенсорное раздражение разной модальности увеличивает количество высвобождающего АХ из нейронов коры. Наоборот, с деафферентацией животного уменьшается содержание свободного АХ в коре. Увеличение количества АХ в жидкости, омывающей поверхность коры, отмечается во время ЭЭГ-активации. Наркоз снижает выход АХ, одновременно блокируя ЭЭГ-активацию. Кроме того, активация коры при парадоксальном сне также связана с увеличением содержания АХ в коре.

3.2. Базальная холинергическая система переднего мозга

Недавно было показано, что магноцеллюлярные нейроны, содержащие АХ и локализованные в базальном переднем мозге (БПМ; Basal Forebrain), моносинаптически проецируются на кору. Они участвуют в регуляции сна (см. гл. 13) и бодрствования и причастны к возникновению реакции активации. Холинергическая часть переднего мозга в основном представлена базальным ядром Мейнерта (n. basalis – NB).

Электрическая стимуляция базального ядра (NB) и SI (substantia innominata) высвобождает в коре АХ у наркотизированной крысы [Kurosawa et al., 1989] и увеличивает кровоток в коре. Эффект блокируется антагонистами мускариновых рецепторов, т.е. существует холинергическая иннервация сосудов коры, которая обуславливает их расширение [Sato, Sato, 1992]. Активирующая система холинергических нейронов переднего мозга представлена нейронами, связанными с бодрствованием. Уровень их возбуждения меняется параллельно с поведенческой активностью животного. Частота их спайковых разрядов увеличивается во время бодрствования и особенно во время движения, а также в парадоксальном сне [Szymusiak, 1995]. В медленном сне их активность уменьшается. При этом, как и в таламусе, режим одиночных потенциалов действия сменяется пачечной активностью.

Состояние нейронов БПМ, связанных с бодрствованием, находится под контролем неспецифических систем активации среднего мозга и моста через глутаматовые рецепторы, а также со стороны заднего латерального гипоталамуса, который также имеет проекцию на кору и принимает участие в ЭЭГ- и поведенческой активации. На нейроны

бодрствования БПМ конвергируют серотонинергические нейроны дорзального ядра шва (n.Raphe) и клетки синего пятна (locus coeruleus), вызывающие их инактивацию. Кортикальные проекции на БПМ сравнительно ограничены, их мало от первичных сенсорных и моторных областей. Большинство их идет от орбитофронтальной, инсулярной и особенно из префронтальной коры. Кортикофугальные влияния на БПМ идут по мультисинаптическим путям через стриатум и прилегающее ядро (n.accumbens).

Концепция холинергических нейронов БПМ как источника кортикальной активации, поддерживающего бодрствование, должна быть дополнена представлением о существовании специального холинергического механизма, обеспечивающего дополнительное высвобождение АХ в локальных участках коры, которые реагируют на стимулы, связанные с подкреплением. Показано, что значительная часть нейронов БПМ реагирует активацией на условные раздражители, связанные с наградой, и не реагирует на условные сигналы наказания [Whalen et al., 1994]. Это механизм избирательного внимания к значимым стимулам, который обеспечивает их обработку в соответствующих областях коры [Wilson, Rolls, 1990; Metharate, Asht, 1993].

Можно предположить, что дефицит когнитивных функций, наблюдающийся при болезни Альцгеймера, которую связывают с поражением холинергической системы БПМ [Bartus et al., 1982], скорее опосредован нарушением именно механизма избирательной активации [Szymusiak, 1995]. Опыты с фармакологическим отключением БПМ у животных показали нарушение поведения. Животные не могут выполнять приобретенные ими навыки, включая прохождение различных лабиринтов, заученное пассивное и активное избегание [Dekker, Connor, 1991].

Создавая локальную активацию в коре, холинергические нейроны БПМ, по-видимому, взаимодействуют с таламо-кортикальной неспецифической системой. Показано, что помимо прямого влияния на кору, холинергические нейроны бодрствования БПМ проецируются к ограниченному количеству таламических ядер. Предполагают, что, параллельно влияя на кору и таламус, они могут модулировать, в том числе усиливать реакции активации, определяемые механизмом таламо-кортикальной неспецифической системы. Холинергические активирующие влияния из БПМ распространяются также на лимбическую систему, в частности на гиппокамп, вызывая гиппокампальный тета-ритм – признак активации гиппокампа; электрическая стимуляция РФ ствола мозга модулирует гиппокампальный тета-ритм.

В БПМ функция регуляции активации сосуществует с функцией управления сном. Активирующая холинергическая система БПМ находится под тормозным контролем гипногенного механизма. Кроме того, медиальная преоптическая область и передний гиппоталамус, которые часто рассматриваются как часть вентральной гипногенной системы переднего мозга, контролируя сон, действуют на холинергическую систему БПМ через тормозные синапсы.

3.3. Каудо-таламо-кортикальная система

К регуляции уровня активности организма имеют отношение и базальные ганглии. Другое их название – стриопаллидарная система, которая представляет собой комплекс нейрональных узлов, центрально расположенных в белом веществе больших полушарий головного мозга.

Мысль о причастности стриопаллидарной системы к регуляции функционального состояния впервые была высказана в 60-е гг. Н. Бухвальдом и М. Деметреску, которые,

опираясь на эксперименты с регистрацией ЭЭГ, предположили существование в хвостатом ядре стриопаллидума самостоятельных активирующей и тормозной систем. В связи с этим стали говорить о роли хвостатого ядра в регуляции уровня «готовности», «внимания» и «бодрствования».

Позже, в 70-х гг., С. Гросберг внес уточнение в понимание связи стриопаллидума с активацией, высказав мысль о причастности стриарных ядер к регуляции активационных процессов в мозге в связи с требованиями, поставленными в задаче, которую необходимо решить, или поведением, которое должно быть реализовано. С. Гросберг видел в этом основу для нейрофизиологического механизма произвольного внимания. Данный механизм обеспечивает избирательную готовность афферентного, ассоциативного и эфферентного звеньев для выполнения конкретного целенаправленного поведения.

В 80-е гг. эта идея получила развитие в работах Н.Ф. Суворова и О.П. Таирова [1985]. Они считают, что любому состоянию человека или любому виду деятельности соответствует своя картина распределения активации по участкам неокортекса, которую можно наблюдать по ЭЭГ. При этом ведущая роль в формировании избирательной активации неокортекса, определяющей избирательность восприятия и действий, принадлежит стриопаллидарной системе, которая сама находится под контролем коры. Именно она распределяет активационные ресурсы мозга, которые не безграничны. Большое количество экспериментальных данных позволяет предполагать, что ключевой структурой базальных ганглиев является неостриатум, или хвостатое ядро (*n.caudatus*). Он находится под контролем коры, получая проекции практически от всех ее зон. С другой стороны, уровень активности стриатума находится под влиянием активности систем подкрепления, так как на нем конвергируют проекции дофаминергических и норадреналинергических структур ствола мозга, представляющих системы положительного и отрицательного подкрепления.

Выходы стриатума участвуют в регуляции мышечного тонуса через нисходящие пути в спинной мозг и в распределении восходящей в кору неспецифической активации. Последнее достигается через влияние стриатума на таламус, который выполняет функцию контролируемого стриатумом фильтра, стоящего на пути восходящей к коре неспецифической активации. В результате влияния стриатума на таламус картина распределения активации в нем соответствует мотивационному возбуждению и кортикофугальным сигналам, поступающим в стриатум. На уровне коры это трансформируется в распределение активации, которое отвечает требованиям поставленной задачи и реализации целенаправленного поведения.

3.4. Модулирующие нейроны

В нервной системе выделена особая группа клеток – модулирующих нейронов, которые сами не вызывают реакции, но регулируют активность других нейронов. Они образуют контакты с другими нейронами типа «синапс на синапсе». Модулирующие нейроны причастны к регуляции болевой чувствительности. Схема взаимодействия модулирующего нейрона с сенсорным, проводящим сигналы о болевом раздражении, описана Л. Иверсон (1984) следующим образом. Синаптическая передача болевых сигналов в головной мозг, опосредуемая веществом Р, находится под контролем нейропептидов, подавляющих болевые сигналы. В задних рогах спинного мозга вставочные модулирующие нейроны, выделяющие нейропептид–энкефалин, образуют синапсы на аксонных окончаниях болевых нейронов. Энкефалин тормозит выход вещества Р, что уменьшает возбуждение постсинаптического нейрона, посылающего в головной мозг сигналы о боли.

Функции модулирующих нейронов наиболее хорошо изучены на моллюсках. Показана причастность модулирующих серотонинергических нейронов виноградной улитки к регуляции состояния организма. Улитку, которая ползала по шару, плавающему в воде, в течение 8 дней подвергали сильному электрическому раздражению вне сочетания с тестирующим стимулом – слабым тактильным раздражением. Это увеличивало величину реакции улитки на тактильный стимул – втягивание глазных щупалец. Эффект сохранялся в течение многих дней. Однако он проявлялся только в той обстановке, в которой применялось болевое раздражение (на шаре в воде) и отсутствовал, когда улитка тестировалась в других условиях – на стеклянной крышке аквариума. Применение нейротоксина, избирательно нарушающего работу серотонинергических нейронов, устраняло его проявление. Это одна из форм долговременной сенситизации, проявляющая себя как обстановочный условный рефлекс и требующая участия модулирующих серотонинергических нейронов. Предполагается, что данный обстановочный условный рефлекс реализуется на входах модулирующих нейронов, которые являются нейронами «состояния» [Балабан и др., 1992].

Модулирующие нейроны участвуют в процессе научения (см. гл. 15), изменяя проводимость синапса на пресинаптическом уровне. Эффект пресинаптической пластичности, создаваемый модулирующими нейронами, может быть начальным звеном в цепи событий, приводящих к пластической модификации поведения, связанной с выработкой условных рефлексов. Безусловное подкрепление как очень сильный раздражитель нейрона также возбуждает модулирующие нейроны и тем самым инициирует процесс пресинаптических изменений. За последним следует этап клеточных и молекулярных преобразований постсинаптического нейрона, характеризующий ассоциативное обучение.

Однако пресинаптическое облегчение, создаваемое модулирующими нейронами, может возникать и вне ситуации ассоциативного обучения только за счет активации модулирующих нейронов сильными сенсорными раздражителями. Э. Кэндел и Р. Хокинс [1992] рассматривают его как результат «премодулирующего совпадения», которое на пресинаптическом уровне повышает проводимость, а само это повышение зависит от активности. Другое название этого явления – сенситизация, или неассоциативное обучение. Оно отличается от ассоциативного обучения, основанного на «пре-постсинаптическом совпадении» (рис. 8.1)

Эффект пресинаптического облегчения с участием модулирующих нейронов хорошо изучен при формировании оборонительного рефлекса у виноградной улитки. Внутриклеточная стимуляция ее модулирующих нейронов, которые представлены пулом серотонинергических клеток pedalного ганглия, вызывает в командном нейроне оборонительной реакции появление деполяризационной волны и увеличение амплитуды суммарного ВПСП. Эти изменения превращают сенсорное подпороговое раздражение командного нейрона в пороговое, что выражается в появлении у него спайковой активности.

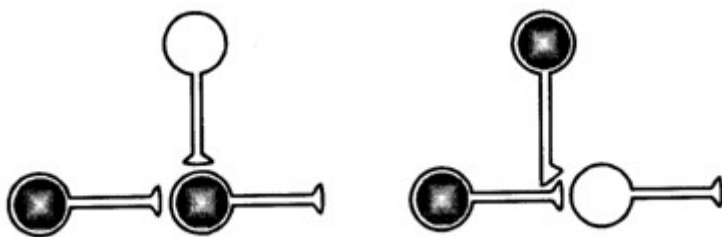


Рис. 8.1 . Два механизма изменения силы связи между нейронами. Один требует совпадения активности пресинаптического и постсинаптического нейронов во времени. Другой основан на совпадении активности пресинаптической клетки и модулирующей. Нейроны, участвующие в научении, заштрихованы [Кэндел, Хокинс, 1992]

Описаны два механизма длительного пресинаптического облегчения (фасилитации) под влиянием серотонина за счет фосфорилирования двух типов ионных каналов: кальциевых и калиевых (рис. 8.2).

Участие кальциевых каналов в механизме повышения проводимости через синапс выглядит следующим образом. Во время потенциала действия ионы кальция и натрия входят в клетку, а ионы калия выходят из нее. Когда нейрон находится в активном состоянии, в нем увеличивается уровень содержания ионов кальция. Кальций, вошедший в клетку, действует на нее после того, как связывается с белком – кальмодулином. Этот комплекс так же, как и серотонин, активирует аденилатциклазу. За счет двойного воздействия на нее резко увеличивается образование САМР из аденозинтрифосфата (АТФ), который служит в клетке универсальным источником энергии для биохимических процессов; САМР действует как вторичный посредник и активирует протеинкиназу. Протеинкиназа фосфорилирует рецепторные белки кальциевых каналов (присоединяет к ним фосфор). Это переводит кальциевые каналы в активное состояние – в клетку входит больше кальция, что увеличивает выделение из нее медиатора. Одновременно протеинкиназа фосфорилирует белки калиевых каналов. Это ведет к уменьшению проводимости для ионов калия, т.е. к уменьшению калиевого тока, что ограничивает калиевую гиперполяризацию, следующую за ВПСП и потенциалом действия. Таким образом, потенциал действия продлевается, а это, в свою очередь, увеличивает продолжительность активного состояния кальциевых каналов.

Особую функцию в модуляции возбудимости нервной системы выполняют пейсмекерные нейроны (см. гл. 1). Будучи активированными, они своими длительными разрядами могут повышать проводимость сигнала через синапс. Специальный тип пейсмекерных нейронов, генерирующих разряды на частоте гамма-колебаний, которые, по-видимому, отражают колебания кальциевого тока на дендритах клеток таламуса, синхронизирует активность больших массивов нейронов, объединенных общими резонансными свойствами.

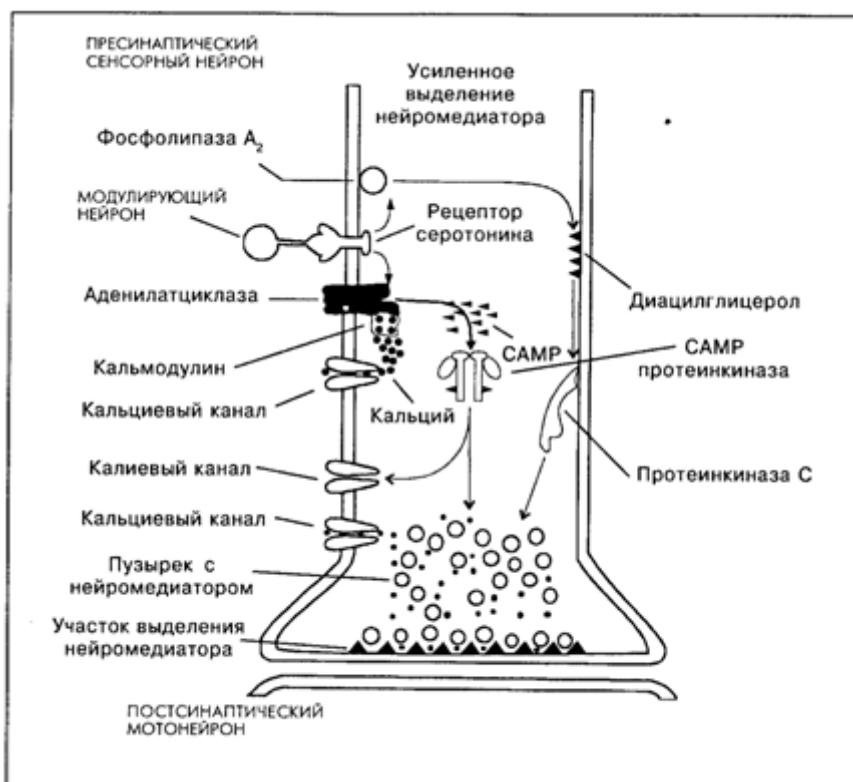


Рис. 8.2. Схема молекулярных реакций в пресинаптическом нейроне под влиянием возбуждения модулирующего серотонинергического нейрона – научение, зависимое от активности [Кэндел, Хокинс, 1992]

Глава 9 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ВНИМАНИЯ

1. ЧТО ТАКОЕ ВНИМАНИЕ

Большое место в жизни древних римлян и греков занимала риторика. Как искусство и как средство информации она была эффективной только в том случае, если ораторы прекрасно поставленными голосами могли часами вещать согражданам хорошо продуманные и запомненные тексты. Тогда и появилась потребность в практическом руководстве по тренировке (формированию) у ораторов хорошей памяти. В одном из сводов правил по тренировке памяти, составленном в 400 г. до н.э., записано: «Первое, что нужно знать: если вы направите внимание на события, проходящие через ваш разум, то вы лучше их воспримете» [Norman, 1969]. По-видимому, это – одно из самых ранних письменных упоминаний о внимании. Как термин, определяющий определенный психологический феномен, внимание прочно вошло в повседневную речь, и с бытовой точки зрения мы хорошо понимаем его значение.

С научной точки зрения внимание, как и любое другое явление, требует точного определения, которое, с одной стороны, показывает уровень знаний о нем, а с другой стороны, – обозначает направление и методы его исследования. Несмотря на то, что во всех существующих формулировках внимание в явной или неявной форме определяется через избирательность или селективность – феномен, который можно уловить и при внутреннем самонаблюдении, и при наблюдении за внешними проявлениями поведения,

общепринятого определения внимания к настоящему времени в психологии не существует. Объясняется это несколькими причинами.

Одним из основных противоречий в определении внимания было и остается отношение к нему со стороны одних ученых как к самостоятельному психическому процессу, а других – как к одной из характеристик взаимодействия психических процессов. Сторонники первой точки зрения выделяют разные формы внимания – сенсорное (зрительное, слуховое, тактильное и т.п.), моторное, интеллектуальное и эмоциональное [Хрестоматия по вниманию, 1976]. Вторая точка зрения становится все более распространенной – внимание не имеет собственного продукта или своего особого содержания; это, в первую очередь, динамическая характеристика протекания познавательной деятельности [Рубинштейн, 1946].

Другая причина, пожалуй, самая важная, кроется в методологических подходах к изучению поведения и деятельности. Сейчас уже никто не сомневается в том, что человек активен в своей деятельности, т.е. на основании своего жизненного опыта он предвосхищает текущие события внешнего мира, целенаправленно взаимодействует с ними и обучается новым формам взаимодействия с внешним миром, формируя свой индивидуальный опыт. Но в постановке задачи экспериментального исследования, в методах исследования и построенных на результатах исследований теоретических моделях добровольно участвовавшие в экспериментах субъекты с их активным отношением к внешнему миру и жизни выступают у целого ряда исследователей как некое пассивное и неизменное машиноподобное образование, принимающее и обрабатывающее информацию для того, чтобы совершить то или иное действие. Подобные представления в явной или скрытой форме являют собой продолжение традиций декартовского линейного детерминизма. Практически все экспериментальные исследования в психологии, и в том числе в психофизиологии, до недавнего времени придерживались этого принципа. Рассмотрим некоторые модели внимания, сформулированные в этих исследованиях.

2. ТЕОРИИ ФИЛЬТРА

Первую теоретическую модель внимания, или модель фильтра, создал Д.Е. Бродбент [Broadbent, 1958]. Он предполагал, что нервная система, несмотря на множество входов, в какой-то степени работает как одиночный коммуникационный канал с ограниченными возможностями. Именно поэтому на входах канала осуществляется операция селекции, т.е. выбирается сенсорная информация обо всех событиях, имеющих некоторый общий признак. Селекция не совсем случайна. Селективный фильтр может быть настроен на принятие желаемой информации. Вероятность выбора определенного класса событий усиливается определенными свойствами самих событий и определенным состоянием организма. Физические признаки (например, интенсивность, высота и пространственная локализация звука) могут служить основой селекции. Для всей остальной информации фильтр блокирует входы, но эта невостребованная информация какое-то время хранится в блоке кратковременного хранения, который находится перед фильтром, и затем может пройти через коммуникационный канал, если произошел сдвиг селективного процесса с одного класса сенсорных событий на другой. Схема Д.Е. Бродбента не отвечает на вопрос, поставленный еще Е.К. Черри [цит. по: Norman, 1969], а именно: почему мы переключаем внимание на какой-либо вход, если не знаем, что на него поступило?

Ответ на этот вопрос может быть получен в рамках модели А. Трейсмана [Treisman, 1964]. Весь поток информации, как и в предшествующей модели, поступает в организм через множество параллельных каналов. На некотором уровне нервной системы находится

фильтр, где происходит выделение по физическим свойствам одного из каналов, по которому сигналы проходят беспрепятственно, и одновременно происходит ослабление сигналов по другим каналам. Ослабленные и неослабленные сигналы проходят через логический анализатор (словарь), представленный нейронами, активность каждого из которых связана с определенным словом, составляющим словарь индивида, и приводит к осознанию субъектом слов. Эти нейроны активируются неослабленными сигналами, а некоторые из них с достаточно низким порогом чувствительности могут быть активированы и ослабленными сигналами.

Согласно модели Дж. Дойч и Д. Дойч [Deutsch, Deutsch, 1963], все сигналы доходят до логического анализатора, где каждый из них анализируется на предмет специфичности. Чем важнее сигнал для организма, тем выраженной активностью нейронов логического анализатора, на которые он поступил, вне зависимости от его исходной силы. Важность сигнала оценивается на основе прошлого опыта. Работа логического анализатора не контролируется сознанием. Осознается только информация, выходящая из него.

Следует отметить, что описанные ранее модели построены по данным экспериментов на избирательное слушание одного из двух или нескольких одновременно читаемых текстов, предложенное в 50-х гг. Е.К. Черри [Norman, 1969].

3. ПРОБЛЕМА ВНИМАНИЯ В ТРАДИЦИОННОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Общая идея описанных ранее моделей внимания заключается в том, что на пути прохождения нервных импульсов от рецепторов, подвергшихся воздействию внешних раздражителей, до коры имеет место механизм (фильтр), подобный «воронке Шеррингтона», в которой большое количество афферентных влияний конкурируют между собой за «общее двигательное поле». Нейрофизиологи в своих исследованиях мозговых механизмов внимания взяли на вооружение эту идею. Все экспериментальные физиологические и психофизиологические исследования направлены на изучение судьбы афферентных возбуждений, вызванных тем или иным сенсорным раздражением в ситуации привлечения к нему или отвлечения от него внимания.

Поскольку существуют морфологически выделяемые пути от рецепторов до коры головного мозга, предполагалось, что процесс фильтрации (торможения) происходит на этапах переключения этих путей в релейных ядрах. При этом допускалось, что показателем торможения является уменьшение импульсной активности нейронов этих ядер, что должно сопровождаться уменьшением их суммарной активности, регистрируемой в виде вызванных потенциалов (ВП).

Результаты первых исследований подтвердили эти предположения. В известных экспериментах Р. Эрнандес-Пеона [1979] предъявления «незнакомых» звуковых щелчков вызывали у кошки ориентировочное поведение в виде заинтересованности этими щелчками и большие по амплитуде ВП в кохлеарном ядре. Дальнейшие однообразные предъявления этого щелчка приводили к угашению внимания к щелчкам (габитации), что сопровождалось первоначальным исчезновением ориентировочного поведения (кошка засыпала) и лишь через длительный промежуток времени уменьшением амплитуды ВП вплоть до его исчезновения. Если звук щелчка, внимание к которому угасило, внезапно изменяли (изменяли громкость, локализацию или тембр), то кошка пробуждалась (дисгабитация) и наблюдались изменения активности нервных клеток как в корковых,

так и в подкорковых областях, а в ЭЭГ отмечалась десинхронизация альфа-ритма и увеличивалась амплитуда ВП.

В других опытах на кошках и человеке Р. Эрнандец-Пеоном и его последователями было показано, что ВП на сенсорные сигналы в коре и подкорковых образованиях уменьшаются по амплитуде при отвлечении внимания от этих сигналов. Отвлекающим фактором для кошек могли быть запах пищи, появление в поле зрения мыши или крысы, писк крысы, электрокожное раздражение. У человека внимание от раздражителей отвлекали тем, что испытуемые решали какие-либо задачи, читали или вспоминали события своей жизни.

Казалось, что проблема фильтров близка к разрешению – повышение внимания к сигналу сопровождается усилением связанного с ним афферентного потока и, наоборот, угашение внимания к сигналу ослабляет этот поток. Р. Эрнандец-Пеон даже выдвинул предположение о том, что это угашение и отвлечение внимания связаны с активностью ретикулярной формации, участвующей в блокаде сенсорного входа. Однако Ф. Дж. Уорден [1979], проводя аналогичные исследования, не обнаружил каких-либо закономерных изменений амплитуды ВП в слуховых путях на щелчки при угашении к ним внимания: в правом и левом ядрах и даже в разных точках одного ядра он наблюдал разнонаправленные изменения амплитуды ВП. С. Шарплес и Г. Джаспер [Sharpless, Jasper, 1956] обнаружили усиление корковой активности в ответ на звук, к которому у кошки предварительно угасили внимание. Более того, если интенсивность сигнала, к которому было выработано привыкание (т.е. фильтры не должны пропускать от него афферентацию), внезапно снизить до порогового уровня, то наблюдается дисгабитуация со всеми ее проявлениями [Соколов, 1979]. На основании подобных данных уже невозможно утверждать, что невнимание к сигналу осуществляется через блокаду афферентации где-то в проводящих путях. Вместо этого было выдвинуто предположение о том, что все афферентные влияния поступают в центр. На последнем предположении построена «нервная модель стимула» Е.Н. Соколова (подробнее см. гл. 10).

Согласно этой гипотезе, в процессе привыкания к внешним раздражителям в коре формируется нервная модель стимула, в которой фиксированы все параметры знакомого комплекса раздражителей. Такая модель обеспечивает высокий уровень внимания, поскольку «позволяет воспринимать знакомые предметы за более короткое время и более надежно, чем малознакомые объекты» [Соколов, 1979, с. 203]. Поступившая в центр от незнакомого раздражителя афферентация приводит к рассогласованию ее с нервной моделью, в результате чего формируется «ориентировочное поведение», которое можно рассматривать как внимание, направленное на этот раздражитель.

Развивая гипотезу о нервной модели стимула, Р. Наатанен с коллегами [Наатанен и др., 1987] предположили возможность формирования трех различных типов нервных моделей стимула. Одна из них – «пассивная» или произвольная, – формируется после предъявления любого стимула даже при отвлечении внимания и сохраняется в течение примерно 5 с. Если в пределах этого интервала предъявляется какой-либо другой стимул, то происходит рассогласование афферентных влияний от него с нервной моделью предшествовавшего стимула. И хотя этот процесс рассогласования не осознается, он, тем не менее, может вызвать привлечение внимания к изменениям в последовательности предъявляемых стимулов. В связанных с событием потенциалах (ССП; см. гл. 16) это рассогласование проявляется в виде негативной волны, связанной с рассогласованием (НР), которая развивается через 100 мс после предъявления стимула.

При привлечении внимания к предъявляемым стимулам, например когда испытуемый считает какой-то определенный редкий стимул, у него формируется «активная» или

произвольная нервная модель часто предъявляемого стимула. Время существования этой модели определяется тем, насколько долго испытуемый сохраняет внимание к выполняемой задаче. Данная модель является своего рода стандартом, с которым сравнивается поступающая от сигналов афферентация. Афферентация от редкого сигнала вызывает процесс рассогласования, который и обеспечивает узнавание редкого сигнала. В ССП процесс рассогласования с «активной» моделью сопровождается негативным колебанием $N2$ которое состоит из НР и $N2\ b$. Чем больше выражены рассогласования афферентации от стимула с пассивной или активной моделями, тем больше амплитуда колебаний. На основании этих данных авторы считают, что пассивная и активная модели существуют одновременно и обеспечиваются активностью нейронов разных областей мозга.

Когда вероятность появления стимула, который нужно обнаружить (его еще называют целевым стимулом), возрастает до определенного уровня, уже формируется нервная модель именно этого стимула. Авторы называют эту модель «следом внимания», поскольку она формируется и поддерживается стимулом, к которому привлечено внимание. «След внимания» существует только тогда, когда у субъекта актуализирован ясный образ целевого стимула. Распознавание целевого стимула в этом случае происходит за счет процесса согласования поступающей от него афферентации с его нервной моделью. Манифестирующая этот процесс негативная волна или негативность, связанная с обработкой информации, начинается на нисходящем фронте N . и продолжается в течение нескольких сотен мс. Чем больше афферентация от целевого стимула соответствует «следу внимания», тем большую амплитуду и длительность имеет эта волна.

В своем обзоре Т.В. Пиктон и др. [Picton et al., 1978], определив внимание как «процесс, лежащий в основе селекции и организации доступной информации для соответствующего ответа» (с.430) связывают последовательность этих процессов с последовательными компонентами ССП: ранние позитивные компоненты ССП отражают регистрацию и анализ приходящей информации; внимание, с помощью которого осуществляется селекция этой информации, отражается в более поздней негативной волне; поздняя позитивная волна отражает процесс выбора ответа.

В основе описанных ранее моделей и концепций внимания лежат афферентные влияния от внешних раздражителей. Но хорошо известно, что существуют эфферентные влияния от корковых и подкорковых структур на нейроны релейных ядер и рецепторные образования. Ф.Б. Сайммонс и Д.Л. Битти (см. [Уорден, 1979]), регистрируя активность мышц внутреннего уха, регулирующих передачу звуковых колебаний на рецепторы, и микрофонные потенциалы от рецепторов, обнаружили, что одни и те же звуковые сигналы не вызывали сокращения этих мышц у кошки, находящейся в знакомой комнате, и вызывали сильные их сокращения, если кошку помещали в незнакомую ей комнату; соответственно регистрировались и разные микрофонные потенциалы в этих ситуациях. Ю.И. Александров [1989] при регистрации импульсов, идущих по афферентным волокнам непосредственно от механорецепторов руки, показал, что активность этих рецепторов при тактильной стимуляции зависит от того, какую задачу в это время решал испытуемый. Эти и другие подобные эксперименты убедительно показали, что отвлечение внимания от предъявляемого раздражителя сопровождается изменением порога чувствительности к нему соответствующих рецепторов, а это, несомненно, связано с эфферентными влияниями на них [Coquery, 1978].

Возникает парадоксальная ситуация: с одной стороны, весь афферентный поток должен поступить в центр, чтобы организм совершил адекватную поведенческую реакцию, а с другой стороны, существуют эфферентные влияния, которые изменяют этот поток.

4. ПРОБЛЕМА ВНИМАНИЯ В СИСТЕМНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Этот парадокс не возникает, если отказаться от рассмотрения поведения как реакции на предъявляемые стимулы. С позиций системной психофизиологии [Швырков, 1995] поведение – это реализация взаимодействующих между собой функциональных систем поведенческих актов разной сложности и с разной историей формирования, представленных нейронами, которые локализованы в самых разных областях нервной системы, и даже рецепторами (см. гл. 14). В рамках этого подхода афферентные и эфферентные влияния рассматриваются не как приход информации в центр и реализация на ее основе моторных программ, а как способ согласования или взаимодействия систем (межсистемных отношений). В этом плане демонстративны исследования Ю.И. Александрова [1989]. Исследуя активность ганглиозных клеток сетчатки у кроликов в пищедобывательном поведении, он обнаружил, что эта активность, как и активность центральных нейронов, связана с этапами тщательно контролируемого поведения. Причем активность большинства клеток сохраняет связь с этапами поведения даже в том случае, когда кролик совершает поведение при закрытых специальными светонепроницаемыми колпачками глазах, т.е. при прекращении доступа к ним зрительных раздражителей. Автор связывает этот феномен с включенностью нервных элементов сетчатки глаз в функциональные системы, составляющие индивидуальный опыт животного и обеспечивающие его поведение (см. гл. 14).

В других исследованиях, проведенных в рамках системной психофизиологии, было показано, что в конфигурации ССП отражаются не информация, поступившая с периферии, не ее последовательная обработка и не моторная программа, а межсистемные отношения (подробнее см. гл. 16).

Итак, взаимодействие субъекта с внешним миром возможно только через активность его систем. Набор реализующихся систем определяет специфику поведения, которое может быть выполнено с высокой или низкой степенью эффективности. В этих случаях говорят соответственно о высоком или низком уровне внимания в поведении. Например, скорость и точность отчетных действий в классических задачах выбора рассматриваются как показатели уровня внимания [Блок, 1970]. В задачах выбора испытуемому предъявляют в случайной последовательности через определенный интервал времени разные сигналы (например: а, б, б, а, б ...). В ответ на предъявленный сигнал испытуемый в соответствии с инструкцией должен совершить отчетное действие, например, быстро нажать кнопку «А» при появлении сигнала «а» или быстро нажать кнопку «Б» при появлении сигнала «б». В данной вероятностной ситуации испытуемые сначала пытаются прогнозировать появление следующего сигнала на основании предшествующей последовательности сигналов, что отражается на времени отчетного действия и конфигурации ССП [Remington, 1969; Munson et al., 1984]. Этот феномен известен как эффект последовательности. На основании анализа поведенческих показателей и ССП было выявлено, что в тех случаях, когда наблюдался эффект последовательности, в межсистемные взаимодействия текущего отчетного действия включаются некоторые системы, обеспечивающие предшествующие отчетные действия [Безденежных, 1995; Bezdenezhnykh, 1996]. Однако в процессе тренировки эти «лишние» системы исключаются из обеспечения отчетного действия, время действий сокращается, а

количество ошибочных отчетов уменьшается вплоть до полного их исчезновения. Одновременно имеют место устойчивые изменения в ССП: у них изменяются временные и амплитудные характеристики компонентов и они становятся сходными в разных областях мозга. На основании этого можно считать, что в процессе совершенствования деятельности решения задачи выбора формируются и стабилизируются такие межсистемные отношения, которые обеспечивают оптимальную реализацию деятельности. Если же изменения в ССП носят неустойчивый характер, то и показатели внимания неустойчивы [Безденежных, 1995].

Механизм стабилизации межсистемных отношений на таком уровне, который обеспечивает действия в соответствии с инструкцией, недостаточно изучен. Предполагается, что существенную роль здесь играет образ действий, формируемый на основе инструкции [Гордеева, Зинченко, 1982; Безденежных, 1995], и, по мнению С.Л. Рубинштейна [1946], именно во внимании, которое, как уже отмечено, не имеет своего содержания, проявляется взаимосвязь образа и деятельности.

В заключение отметим, что с позиций системной психофизиологии внимание рассматривается не как самостоятельный психический процесс, а как отражение таких межсистемных отношений текущей деятельности, которые обеспечивают эффективность этой деятельности. Сходные точки зрения на проблему внимания высказывались в работах ряда исследователей [Найссер, 1981; Величковский, 1982 и др.].

Глава 10 ОРИЕНТИРОВОЧНЫЙ РЕФЛЕКС И ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

1. ОРИЕНТИРОВОЧНЫЙ РЕФЛЕКС

Ориентировочный рефлекс, или рефлекс «Что такое?» был открыт И.П. Павловым. Он описал его как комплекс двигательных реакций, который возникал на неожиданное появление нового стимула. Собака поворачивала голову, глаза, настораживала уши в направлении нового раздражителя. В работах Ю. Конорского [1970] этот комплекс соматических реакций получил название рефлекса прицеливания.

Рассматривая ориентировочный рефлекс как реакцию, направленную на восприятие нового стимула, И.П. Павлов обратил основное внимание на его тормозную, прерывающую функцию в отношении текущей условно-рефлекторной деятельности. Во время ориентировочной реакции условный рефлекс либо полностью подавлялся, либо его выполнение ухудшалось. Это свойство ориентировочной реакции нарушать текущую деятельность, в том числе и процесс обучения (выработку условного рефлекса), привело И.П. Павлова к мысли о необходимости построить исследовательский корпус в виде «Башни молчания». Это позволило бы исключить тормозные эффекты ориентировочного рефлекса (ОР) на формирование и исполнение условных рефлексов.

Хотя вначале ОР и представлялся И. П. Павлову и его коллегам преимущественно как внешний тормоз условного рефлекса, они описали многие его особенности, которые выходили за пределы тормозной функции. Так был открыт растормаживающий эффект

ориентировочной реакции. Он состоял в том, что ранее выработанные, а затем угашенные условные связи под влиянием ОР вновь восстанавливались. Сегодня мы интерпретировали бы эти данные как способность восстанавливать подавленные связи в процедурной долговременной памяти. В лаборатории И.П. Павлова также были получены первые факты о влиянии ОР на формирование условного рефлекса. Во время процедуры выработки условной связи, а также при формировании ассоциации между двумя индифферентными раздражителями было отмечено усиление или появление ориентировочных реакций. В опытах И.О. Нарбутович и Н.А. Подкопаева [1936] с выработкой у собаки ассоциации в виде двух последовательно следующих индифферентных стимулов (звук – свет или вертушка – прерывистый шум) было показано, что при отсутствии на них ориентировочных реакций ее формирование идет плохо. В этих же опытах по ОР судили о сформированности ассоциации. Когда собака вырабатывала связь между звуком и светом, можно было видеть, что она поворачивает голову в сторону света еще до его предъявления.

Однако на том этапе изучения ориентировочного рефлекса еще не сложилось полного представления как о его взаимоотношениях с условным рефлексом, так и о физиологических механизмах и структуре самого ориентировочного рефлекса.

П. К. Анохин выделил три формы взаимоотношений ориентировочного рефлекса с текущей деятельностью. К первой он относит «конфликтные отношения», когда ориентировочная активность оказывает тормозный эффект. Эти отношения детально были изучены в лаборатории И.П. Павлова. Вторая форма отражает ассимиляцию ориентировочной реакции оминирующей деятельностью. В этом случае ОР не тормозит, а усиливает текущую деятельность. Например, в ситуации оборонительной доминанты появление нового стимула вызывает не ориентировочный, а оборонительный рефлекс. К третьей форме отношений относится трансформация ОР в поведенческую реакцию, связанную со скрытой, внешне не проявляющейся доминантой. Анализируя эти данные, П.К. Анохин [1968] пришел к выводу том, что эффект ОР существенно зависит от предыдущего опыта животного и от ранее сформировавшихся и зафиксированных в памяти доминант.

Открытие в 1929 г. Г. Бергером альфа-ритма человека и последующее совершенствование техники записи волновой активности мозга позволили связать ОР с депрессией альфа-ритма. Важное значение для изучения ОР имело открытие Г. Моруцци и Х. Мэгунот (1949) ретикулярной активирующей системы мозга, позволившее связать блокаду альфа-ритма с реакцией активации, регулируемой этой системой. Наиболее всесторонне ориентировочный рефлекс был исследован в работах Е.Н. Соколова и его коллег.

Полиграфическая регистрация электроэнцефалографических, вегетативных и двигательных реакций животных и человека в условиях многократного повторения индифферентных стимулов привела к представлению об ориентировочном рефлексе как о многокомпонентной реакции активации. Е.Н. Соколов [1960], а затем Р. Линн [Lynn, 1966] описали систему компонентов ОР. На уровне неокортекса ОР представлен ЭЭГ-реакцией активации (блокадой альфа-ритма, усилением бета и гамма колебаний), коррелирующей с увеличением возбудимости, реактивности и лабильности у нейронов коры. К вегетативным компонентам ОР относят расширение зрачков, увеличение кожной проводимости, снижение ЧСС, изменение дыхания, увеличение дыхательной аритмии в частотном спектре ритмограммы сердца, расширение сосудов головы и сужение сосудов рук. В моторной сфере ориентировочный рефлекс представлен поворотом головы, движением глаз, настораживанием ушей в направлении нового стимула и увеличением мышечного тонуса, обеспечивающего повышенную готовность к моторным реакциям.

Под влиянием ОР сенсорная чувствительность анализаторов, измеряемая по субъективным реакциям, увеличивается, что получило название сенсорного компонента ориентировочного рефлекса.

Характер электроэнцефалографических, вегетативных и моторных реакций во время ОР позволяет понять суть рефлекса «Что такое?». Ориентировочный рефлекс обеспечивает лучшее восприятие вызвавшего его стимула и готовность быстро реагировать, если того потребует ситуация. Ради этого прерывается текущая деятельность и ресурсы внимания обращаются на новый стимул.

Отличительной особенностью ОР является его привыкание или угашение, развивающееся при повторении индифферентного стимула. Е.Н. Соколов [1958] выделил две формы ориентировочной реакции: генерализованную и локальную, которые выражают разные этапы процесса угашения ОР. В зависимости от длительности ОР различают тонический и фазический ориентировочный рефлекс.

Первоначально новый стимул вызывает генерализованный ОР, связанный с возбуждением ретикулярной формации ствола мозга. Он характеризуется ЭЭГ-активацией, которая охватывает всю кору в течение достаточно длительного времени (тоническая форма ОР, часто возникающая параллельно с генерализованным ОР; см. гл. 8). Ее легко увидеть у субъекта, находящегося в дремотном состоянии. Тогда говорят о реакции пробуждения (arousal reaction). Подобную реакцию также наблюдали Шарплесс и Джаспер [Sharpless, Jasper, 1956] у кошек и назвали ее тонической реакцией пробуждения. Генерализованный ориентировочный рефлекс быстро угасает, обычно после 10–15 применений индифферентного стимула.

Это позволяет выявить локальный ориентировочный рефлекс, который более устойчив к угашению и требует 30 и более применений стимула. Его генерацию связывают с активацией неспецифического таламуса. При локальном ОР реакция ЭЭГ-активации сохраняется в сенсорной коре, соответствующей модальности повторяемого раздражителя. Так, свет продолжает вызывать блокаду альфа-ритма, но только в зрительной коре, звук – блокаду тау-ритма, регистрируемого от височной области, тактильное и проприоцептивное раздражение при пассивном подъеме пальца руки вызывает депрессию мю-ритма (роландического ритма) локально в сенсомоторной коре. Длительность реакции сокращается, она становится фазической, появляясь только на включение и выключение стимула (фазическая реакция пробуждения по Шарплису и Джасперу). Продолжая повторять стимул, можно добиться полного угашения ОР.

Ориентировочный рефлекс с полным набором компонентов возникает не у всех испытуемых, что выражает их индивидуальные различия. Изучение компонентного состава ОР на звуковой стимул (1000 Гц, 50 дБ) у 100 испытуемых показало, что блокада альфа-ритма в зрительной коре наблюдается у 85 человек, блокада роландического – у 53, появление КГР – у 95, движение глаз возникало у 42 испытуемых, изменение частоты дыхания – у 63, а изменение мышечного тонуса пальца наблюдалось только у одного испытуемого. Все компоненты ОР (за исключением реакции мышц) были представлены только у 11 испытуемых из 100 (Воронин, Соколов, 1960).

Хотя ориентировочный рефлекс, и относится к безусловным рефлексам, он обнаруживает способность к угашению (так как для него специфическим стимулом является «новизна», а специфической реакцией – набор компонентов ориентировочного рефлекса). Это сближает его с условным рефлексом, который сам по себе является продуктом обучения. Именно поэтому угашение ОР рассматривается как особая форма обучения, получившего

название негативного обучения, которое ведет к потере способности у данного стимула вызывать ориентировочные реакции.

Угашение ОР характеризуется высокой избирательностью к физическим характеристикам стимула. Это проявляется в том, что даже небольшое изменение любого из параметров повторяющегося стимула ведет к восстановлению ОР. Стимулы, сильно отличающиеся от угашаемого, вызывают более сильные ориентировочные реакции, а стимулы, близкие ему – более слабые. Величина ОР увеличивается пропорционально количеству одновременно измененных параметров стимула.

Для объяснения этого явления Е.Н. Соколов предположил, что в процессе повторения индифферентного стимула без специального подкрепления в мозге формируется его нейрональная модель (см. также гл. 9). Мозг замечает малейшее отклонение от параметров повторяющегося стимула благодаря сравнению с его моделью, хранящейся в памяти, будь то изменение интенсивности, длительности, цвета, формы, частоты и т.д. В нервной модели запечатлеваются не только элементарные, но и сложные признаки, например комплексы раздражителей – совместное или последовательное применение нескольких раздражителей. Исключение одного из элементов комплекса или изменение их порядка вызывают ориентировочные реакции. Нервная модель стимула многомерна, она фиксирует одновременно все его параметры, что доказывается восстановлением ОР при изменении любого физического свойства повторяющегося стимула даже в случае уменьшения интенсивности или укорочения его длительности.

Новизна как специфический триггер безусловного ОР определяется сигналом рассогласования, генерируемым при несовпадении нервной модели стимула с возбуждением от предъявляемого раздражителя. Схема взаимодействия основных функциональных блоков с нервной моделью, по Е.Н. Соколову, объясняющая угашение и восстановление ОР, включает воспринимающее устройство, исполнительное устройство ОР, блок с моделью стимула, компаратор (устройство, в котором осуществляется операция сравнения стимула с сигналом, поступающим от блока с моделью), блок активирующей системы, определяющий уровень активности исполнительного устройства ориентировочного рефлекса. По мере формирования модели она усиливает свое тормозное влияние на неспецифическую систему мозга. Торможение носит избирательный характер, оно ухудшает восприятие только повторяющегося стимула. В случае несовпадения стимула с моделью в компараторе возникает сигнал рассогласования, который активирует исполнительное устройство ОР.

Следует отметить, что некоторые исследователи увеличивают количество факторов, вызывающих ОР. Класс явлений, названных Д. Берлайном «сличительными признаками», которые стимулируют ориентировочно-исследовательское поведение, включает, помимо новизны, удивление, неопределенность, двусмысленность и сложность. Однако, по мнению Р. Линна [Lynn, 1966], они могут быть интерпретированы как разные формы новизны. Так, удивление связано с появлением чего-то нового в последовательности стимулов, а сложность, необычность и двусмысленность представляют новизну в паттерне стимулов.

Изучение нейронных коррелятов ориентировочного рефлекса выявило существование особого класса нейронов – нейронов новизны, которые были обнаружены в разных структурах мозга. Впервые нейроны новизны были найдены в зрительной покрывке лягушки Дж. Летвиным и др. [1964]. Эти клетки переставали отвечать на повторяющееся движение зрительного объекта, совершаемое в одном и том же направлении. Изменение траектории движения восстанавливало ответ нейрона в виде спайковых разрядов.

Нейроны новизны были эфферентными, а их длинные аксоны оканчивались в сетчатке. Эти нейроны сходны с «нейронами внимания», выделенными Д. Хьюбелом и др. (Hubel et al., 1959) в слуховой коре кошки. Нейроны со сходными характеристиками были также найдены в ретикулярной формации ствола мозга кошки (Huttenlocher, 1961; Lindsley et al., 1973). Изучение неспецифического таламуса кролика показало существование особой формы нейронной реакции активации, отличной от простого учащения спайковых разрядов. Новые стимулы вызывали десинхронизацию спайковой активности нейрона, которая состояла из разрушения его пачечной активности, коррелирующей с волнами ЭЭГ, и замены ее на рандомизированные одиночные спайки, появление которых совпадало с блокадой альфа-подобной активности [Данилова, 1970, 1985]. Реакция десинхронизации нейронов таламуса демонстрирует все свойства ориентировочной реакции.

Вначале формирование нервной модели стимула Е.Н. Соколов связывал с функцией корковых нейронов. Однако после открытия О.С. Виноградовой в поле САЗ гиппокампа двух групп нейронов, реакции которых обнаружили характеристики ОР (В-нейроны, реагирующие возбуждением, и Т-нейроны, отвечающие на новый стимул торможением), он связал нервную модель стимула с нейронами гиппокампа.

Е.Н.Соколов [1995] рассматривает эти две группы нейронов гиппокампа как «нейроны новизны» (В-нейроны) и «нейроны тождества» (Т-нейроны). Их совместное действие позволяет подчеркивать новые раздражители и ослаблять действие привычных стимулов за счет противоположного влияния на активирующую и инактивирующую части модулирующей системы мозга. Формирование нервной модели определяется тем, что множество нейронов-детекторов конвергируют на нейроны поля САЗ гиппокампа (нейроны новизны и тождества). Они создают на каждом из них универсальное рецептивное поле, охватывающее всю рецепторную поверхность животного [Соколов, 1981]. При действии стимула происходит селективное включение детекторов. С повторением раздражителя возбуждение детекторов сохраняется прежним. Однако меняются их синаптические контакты на нейронах гиппокампа. Веса задействованных пластических синапсов на гиппокампальных нейронах уменьшаются пропорционально силе приходящего возбуждения. В результате возбудительный ответ нейрона новизны на повторяющийся стимул подавляется и от него регистрируется лишь фоновая активность. С повторением стимула параллельно меняется и реакция нейронов тождества, с которыми детекторы связаны не возбуждающими, а тормозными пластическими синапсами. Их тормозная реакция на новый стимул постепенно уменьшается, и нейрон сохраняет свою фоновую активность. Е.Н. Соколов предположил, что реципрокные сигналы от нейронов новизны и тождества противоположно воздействуют на активирующую и синхронизирующую системы мозга. Новый раздражитель вызывает реакцию активации, так как возбуждает активирующую и тормозит синхронизирующую (инактивирующую) системы мозга. Привычный стимул перестает возбуждать активирующую неспецифическую систему и при этом через нейроны тождества стимулирует неспецифические тормозные влияния.

Таким образом, нервная модель стимула представлена на нейронах новизны и тождества матрицами потенцированных синапсов, связанных со свойствами раздражителя и отражающими его конфигурацию. Новый стимул активирует новые синапсы нейронов новизны и тождества, еще не подвергнувшихся пластическим перестройкам. Это определяет появление ориентировочного рефлекса за счет возбуждения активирующей и подавления инактивирующей систем мозга. Величина ОР увеличивается пропорционально величине различия (рассогласования) между новым стимулом и сформированной нервной моделью [Соколов, 1995].

Дальнейший прогресс в понимании механизма ОР связан с применением компьютерной техники усреднения при изучении потенциалов мозга, связанных с событиями (ССП; см. гл. 16). Значительный вклад в идентификацию и классификацию различных компонентов ССП и в поиски мозговых аналогов сигналов рассогласования внесли работы Р. Наатанена и его коллег. Им выявлена специфическая мозговая волна, названная негативностью рассогласования (НР). Она получена в опытах, в которых в случайном порядке и с короткими межстимульными интервалами, (не более 10–14 с) следовали стандартный (часто повторяющийся, 80–90%) и девиантные (несколько отклоняющиеся от стандарта и редко предъявляемые, 20–10%) стимулы. При этом внимание испытуемого было направлено на чтение интересной книги. Р. Наатанен для извлечения НР предложил процедуру вычитания ССП на стандартный стимул из ССП на девиантный стимул. Им представлено большое количество экспериментальных доказательств связи НР с операцией сличения действующего стимула с короткоживущим (не более 20 с) следом стандартного стимула в памяти. Чем сильнее они отличаются, тем больше амплитуда и короче латенция НР [Наатанен, 1997].

Исследователями выявлено два компонента НР: модально-специфический и фронтальный. Определяя локусы генерации модально-специфической НР для звуковых стимулов с помощью МЭГ, они нашли их в специфической слуховой коре, где, как предполагает Р. Наатанен, хранятся короткоживущие сенсорные следы. Для разных параметров звуковых стимулов (частоты, интенсивности и пространственного расположения) обнаружены разные НР с несовпадающими локусами их генерации. Предполагают, что сенсорно-специфическая НР трансформируется во фронтальную НР.

Процесс сличения стимула с короткоживущим следом памяти, который представлен в НР, протекает автоматически и не требует сознания. В частности, это подтверждается тем, что НР может возникать и на подпороговые девиации. При этом чем больше амплитуда подпороговой НР, тем ниже субъективный порог различения испытуемого. НР рассматривается как начальная фаза обработки информации о сигнале, за которой может следовать фаза произвольного внимания (безусловный ориентировочный рефлекс) к девиантному стимулу. Р. Наатанен связывает его с волной N26.

НР как выражение сигнала рассогласования отличается от классического ОР, который, как уже упоминалось, также возникает в результате рассогласования нервной модели стимула и наличного возбуждения от раздражителя. Однако в последнем случае время жизни нервной модели значительно больше, что позволяет при угашении ОР и формировании нервной модели использовать длительные межстимульные интервалы порядка нескольких десятков секунд.

Сравнивая НР с классическим ОР, Р. Наатанен [1997] отмечает, что процесс генерации сенсорно-специфической НР имеет очевидное сходство с процессом рассогласования, постулируемым Е.Н. Соколовым для возникновения ОР, и в то же время между ними имеется существенное различие. НР – первое событие, возникающее в активности мозга, которое направлено на инициацию ОР в ответ на физическое изменение стимула, когда стимулы предъявляются с достаточно короткими межстимульными интервалами, чтобы вызвать НР. Появление ОР в начале стимульной последовательности и в ответ на изменение стимула при длительных межстимульных интервалах имеет другой механизм, отличный от вызова ОР на основе НР.

Другой сигнал рассогласования, который более тесно связан с классическим ОР, был выявлен М. Фербатеном и др. [Verbaten et al., 1986]. Для этого был использован не метод усреднения ССП, а процедура удаления шумового компонента, что позволило исследовать

динамику одиночных ССП на стимулы, предъявляемые с большими интервалами. Исследователи нашли, что при угашении ОР (его компонента в виде увеличения кожной проводимости пальцев) параллельно идет процесс уменьшения неспецифической части волны Н1. Новый стимул восстанавливает неспецифический компонент Н1 и реакцию повышения кожной проводимости. Выделенная часть компонента Н1 демонстрирует неспецифические свойства ОР и зависимость от долгоживущего следа памяти (десятки секунд).

Таким образом, сигналы рассогласования, участвовавшие в генерации непроизвольного ОР, возникают по крайней мере на двух разных типах следовых процессов: короткоживущей и долгоживущей моделях стимула. Следует отметить, что теория ориентировочного рефлекса Е.Н. Соколова, несмотря на ее большую популярность, все же подвергалась критике. Так, отмечалось, что с ее позиций трудно объяснить появление ОР в случаях когнитивного рассогласования, т.е. когда не подтверждается ожидание относительно последовательности стимулов [Underwood, Moray, 1971]. Например, ориентировочная реакция возникает на цифру «9» в последовательности 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9. Другое направление критики связано с утверждением о том, что теория ОР Е.Н. Соколова не объясняет появления ОР на значимые стимулы [Bernstein, 1979; Maltzman, 1979]. Сторонники концепции значимости считают, что решающее значение для появления ОР имеют корковые процессы интерпретации и усиления. С этих позиций теория ОР, возникающего на любое физическое изменение стимула, рассматривается как не ориентированная на реальное поведение и деятельность [Bernstein, 1969].

Однако участники полемики относительно значимости ОР не учитывают, что наряду с безусловным ОР Е.Н. Соколов [1958] вводит понятие условного ориентировочного рефлекса, возникающего на значимый сигнальный стимул. Он показал, что придание раздражителю сигнального значения (обычно с помощью инструкции или речевого подкрепления, побуждающих человека отвечать определенной реакцией на определенный стимул) восстанавливает и усиливает ОР на условный сигнал. Эффект усиления ОР сохраняется до тех пор, пока условный рефлекс не достигнет стадии автоматизации. На рис. 10.1 представлено усиление КГР, измеряемого как падение сопротивления кожи, по Фере, при придании звуковому стимулу сигнального значения. По инструкции испытуемый должен был сжимать руку в кулак при предъявлении звука после предварительного угашения на него безусловного ОР. Выработку условного ориентировочного рефлекса можно увидеть при формировании ассоциации: звук 70 дБ – звук 90 дБ (рис. 10.2). После угашения КГР на индифферентный звук 70 дБ присоединение к нему второго стимула – 90 дБ восстанавливает реакцию, которая усиливается по мере сочетаний стимулов. Постепенно КГР-реакция на комплекс уменьшается и исчезает. Однако изолированное применение стимулов вызывает усиленный ОР, выражающий рассогласование стимула со сформированной в памяти моделью комплекса.

Сравнивая форму ССП на редко предъявляемые девиантные стимулы, когда они были релевантными и испытуемый должен был на них как-то реагировать и когда те же стимулы им игнорировались (испытуемый читал книгу), Р. Наатанен выделил среди компонентов ССП особый потенциал, который коррелировал с произвольным вниманием. Эта волна получила название процессной негативности (ПН). Под влиянием инструкции быть внимательным к особым стимулам, ПН усиливается на все стимулы, но особенно на релевантные. Чем короче межстимульный интервал, тем раньше возникает ПН (в среднем ее ЛП около 150 мс, но она может появляться и через 50 мс).

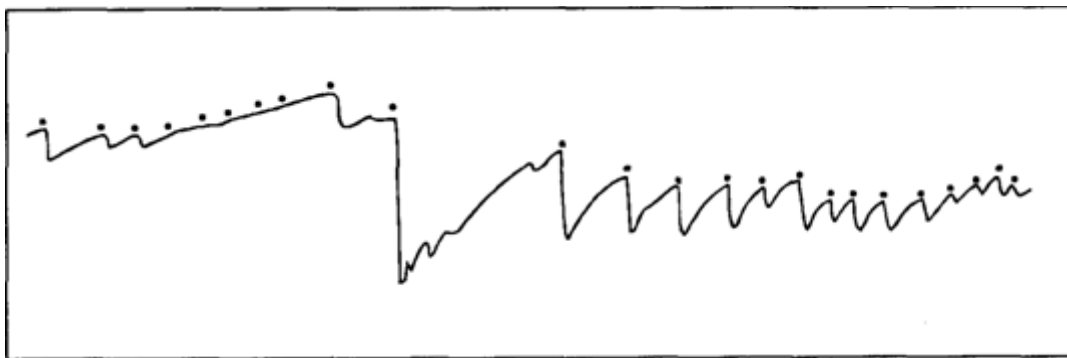


Рис.10.1 . Усиление КГР – компонента ориентировочного рефлекса на звук, на который испытуемый должен был реагировать движением руки (10 – 24):

9 – инструкция; 1–8– индифферентные звуковые стимулы до инструкции. Видно, что усиление фазических КГР-реакций сопровождается тоническим снижением сопротивления кожи, которое сохраняется до 24-го применения стимула. По оси ординат – сопротивление в килоомах [Соколов, 1958]

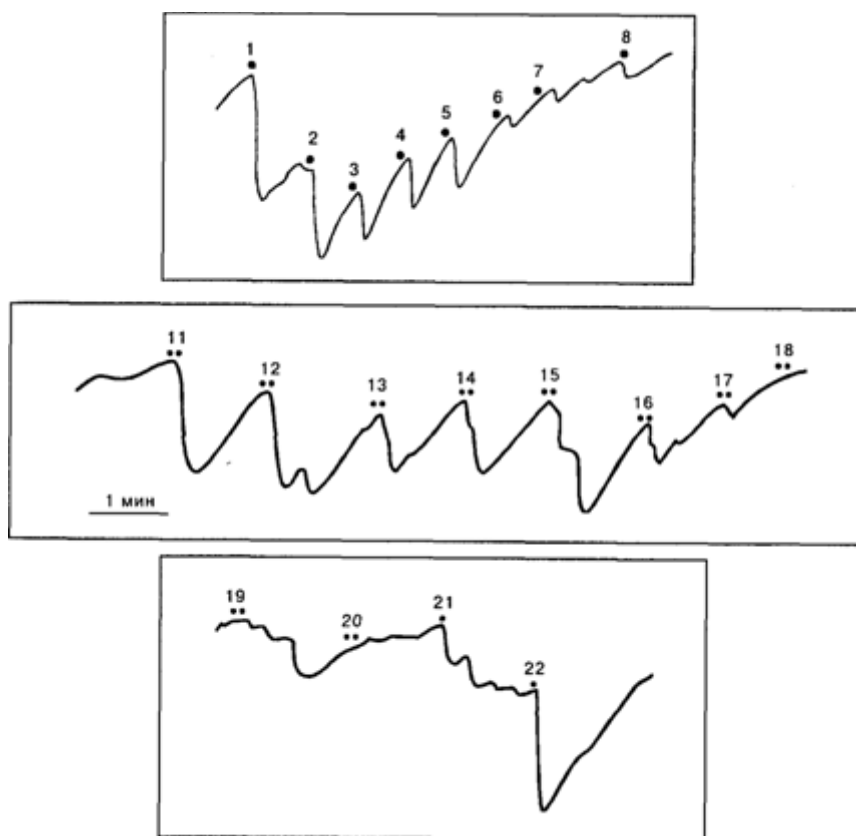


Рис.10.2. Выработка условного ориентировочного рефлекса при формировании ассоциации двух звуковых стимулов:

1-8 - звук 1000 Гц, 70 дБ, 5 с; 11–20 - комплекс: 70 дБ - 90 дБ; 21 - 70 дБ, 22– 90 дБ. По оси ординат – сопротивление в килоомах [Соколов, 1958]

ПН не тождественна H_1 , хотя и совпадает с ней по латенции. Критическим признаком, отличающим H_1 от ПН, является его инверсия при смещении активного электрода по слуховой коре относительно мостаидов (сосцевидных отростков). Объясняя ПН, Р.

Наатанен [1997] вводит понятие «следа селективного внимания», который связан с памятью. Он полагает, что произвольное внимание актуализирует в сенсорной памяти (по-видимому, во вторичной ассоциативной коре) след релевантного стимула. «След внимания» понимается им как механизм опознания стимула, так как входной сигнал всякий раз сличается со следом релевантного стимула, который непрерывно поддерживает в активном состоянии произвольное внимание. Чем ближе стимул к релевантному, тем больше ПН. Р. Наатанен выделяет раннюю ПН с локусом в ассоциативной коре, выражающей завершение процесса сличения, и позднюю ПН с фронтальной локализацией. Последняя отражает произвольное усилие, направленное на дальнейшую обработку стимула, включающее произвольный ОР на значимый стимул.

Суммируя результаты собственных исследований с данными Р. Наатанена и его коллег, Е.Н. Соколов [1997] выделяет два типа энграмм, с которыми связано возникновение непроизвольного и произвольного ОР. Когда единицы кратковременной памяти подключены к нейронам новизны и тождества прямо в виде потенцированных синапсов от детекторов-признаков, сигнал рассогласования, возникающий при несовпадении стимула с энграммой, определяет генерацию непроизвольного ОР. Его сигнал рассогласования представлен в НР и неспецифическом компоненте $H1$. Если же к нейронам новизны и тождества подключены единицы долговременной памяти и они обеспечивают произвольное удержание шаблона, то совпадение стимула с шаблоном порождает сигнал согласования или совпадения. В терминах нейронных популяций он представлен ПН. Сигнал совпадения достигает нейронов активирующей системы и вызывает условный ОР, направленный на значимый стимул. В случае несовпадения стимула с шаблоном сигнал совпадения и ПН не возникают и ОР на значимый стимул не появляется. При этом стимулы, отличающиеся от релевантного, вызывают безусловный ОР, непроизвольное внимание, которое представлено негативностью рассогласования и неспецифическим компонентом $H1$.

2. ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Ориентировочную реакцию (как настройку анализаторов на лучшее восприятие нового стимула) следует отличать от исследовательских реакций и ориентировочно-исследовательского поведения. Последние могут следовать за ОР – они направлены на более детальное ознакомление с вызвавшим их объектом.

Сегодня можно считать доказанным, что ориентировочно-исследовательская деятельность животного и человека побуждается самостоятельной потребностью в получении новой информации. П.В. Симонов [1993] относит ее к группе идеальных потребностей, создающих основу для саморазвития индивида. На основе ориентировочно-исследовательского подкрепления (получения новой информации) возможна выработка самых различных условных инструментальных рефлексов у животных. Крысы обучаются различать цвета слайдов, чтобы попасть в более сложную часть лабиринта. Обезьяны выучивают сложные действия, чтобы иметь возможность выглядывать через окошко камеры в помещение лаборатории [Дьюсбери, 1981]. Подкрепляющая функция ориентировочно-исследовательской активности обусловлена активацией эндогенных опиатов [Katz, Gelbart, 1978;

Kavaliers, 1988]. Подтверждена связь ОР с положительными эмоциями и активацией бета-эндорфинов, снижающих болевую чувствительность и тормозящих оборонительные реакции [Kanfer, Goldfoot, 1966; Izquierdo et al., 1985]. Во время исследовательского

поведения активируются нейроны удовольствия центров самораздражения [Kanki et al., 1983].

Согласно Д. Берлайну, существуют две группы детерминант ориентировочно-исследовательского поведения. С одной стороны, это дефицит активации в организме, который побуждает к поиску стимулов, удовлетворяющих эту потребность. Он называет этот тип поведения, который направлен на поиск стимуляции, разнонаправленным исследованием. Примером может служить поведение крысы, которая начинает нажимать на педаль, чтобы получить кратковременное освещение в лабиринте. Обезьяна, содержащаяся в клетке и часами открывающая окно, чтобы увидеть, что происходит за ее пределами, также стремится поднять свой уровень активации. С другой стороны, исследовательская деятельность побуждается неопределенностью ранее полученной информации. Это стимулирует особую форму активности в виде целенаправленной любознательности. Ее цель – получить недостающие уточняющие сведения и тем самым снизить неопределенность ситуации.

Глава 11 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СОЗНАНИЯ

Сознание представляет собой одно из самых сложных и в то же время загадочных проявлений деятельности мозга. Хотя слово «сознание» достаточно широко используется в повседневной речи и научной литературе, не существует единого понимания того, что оно означает. Действительно, этим термином обозначаются два понятия, которые различны по смыслу. В более элементарном значении – это просто бодрствование с возможностью контакта с внешним миром и адекватной реакцией на происходящие события, т.е. то, что утрачивается во время сна и нарушается при некоторых болезнях. В этом же значении слово «сознание» иногда применяется и к животным. Однако в научной литературе, особенно по философии и психологии, слово «сознание» имеет иной смысл. Под ним понимается высшее проявление психики, связанное с абстракцией, отделением себя от окружающей среды и социальными контактами с другими людьми. В этом значении термин «сознание» применяется обычно только к человеку. Более важны, однако, не различия, а то, что объединяет оба эти значения слова «сознание». В обоих случаях речь идет о мире субъективных, т.е. переживаемых внутри себя ощущений, мыслей и чувств, которые образуют духовный мир человека, его внутреннюю жизнь.

Два упомянутых значения слова «сознание» объединены на следующей основе: опыт научного познания показывает, что сложное, как правило, не возникает из ничего, а происходит в результате эволюции от своего более простого предшественника. Можно поэтому предполагать, что сознание человека имеет своих предшественников в виде более простых психических проявлений, таких, например, как ощущения и эмоции, свойственные, скорее всего, и животным.

1. ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ СОЗНАНИЯ

Говоря о мозговых основах психики и сознания, необходимо сказать, что эти наиболее сложные проявления работы мозга не могут быть объяснены работой какой-то отдельной, изолированной группы нервных клеток, представляющих собой «центр сознания». Как общетеоретические соображения, так и данные эксперимента свидетельствуют о том, что психические функции возникают на основе объединения в единую систему разных, функционально неоднородных нервных структур и специальной организации процессов

мозга, обеспечивающей высокую степень мозговой интеграции. Изучение этой организации и лежит в основе поиска мозговых основ сознания.

В настоящей главе не ставится задача изложить многие и весьма интересные данные о роли мозговых структур в осуществлении психических функций. Количество таких данных в последнее время стремительно увеличивается, особенно после появления методов «изображения живого мозга», таких, как позитронно-эмиссионная томография, функциональный магнитный резонанс, компьютерная электроэнцефалография и др. (см. гл. 2, 16). Цель настоящей главы – рассказать об идеях и основанных на них концепциях мозговой организации субъективно переживаемых феноменов.

Речь пойдет о трех основных подходах к решению данной проблемы. Это концепции «светлого пятна», информационного синтеза и связи сознания с речью. Хотя они различны, не нужно думать, что они противоречат друг другу. Скорее, наоборот, они дополняют одна другую: каждая гипотеза опирается на свой экспериментальный материал и привлекает внимание к определенному аспекту проблемы. Кроме того, первая концепция апеллирует к понятию сознания в его более простом понимании, вторая занимает промежуточное положение, претендуя на объяснение как более простых, так и (частично) сложных феноменов, а третья ориентирована на объяснение мозговой основы сознания как высшей формы психического. В соответствии с этим последние две гипотезы более сложны и поэтому требуют более подробного изложения.

2. «СВЕТЛОЕ ПЯТНО»

Гипотеза о связи сознания с определенным участком коры была впервые высказана И.П. Павловым в 1913 г. Хотя, как известно, психологические термины по принципиальным соображениям не использовались в лабораториях И.П. Павлова, он считал, что понимание мозговых основ сознания – одна из главных задач науки о мозге. В поисках ответа на вопрос, «какие нервные процессы происходят в больших полушариях тогда, когда мы говорим, что мы себя сознаем», он предположил, что сознание представлено деятельностью находящегося в состоянии оптимальной возбудимости «творческого» участка коры больших полушарий, где легко образуются условные рефлексы и дифференцировки. Другие участки, где происходит преимущественно поддержание уже образованных рефлексов, связаны с тем, что называется бессознательной деятельностью. Свои мысли И.П. Павлов выразил в образной форме: «Если бы можно было видеть сквозь черепную коробку и если бы место с оптимальной возбудимостью светилось, то мы увидели бы на думающем сознательном человеке, как по его большим полушариям передвигается постоянно изменяющееся в форме и величине причудливо меняющихся очертаний светлое пятно» [Павлов, 1951, с. 248]. И.П. Павлов, правда, оговаривался, что он не касается при этом «философской точки зрения», каким образом материя мозга производит субъективное явление. Фактически это то немногое, что сказал создатель учения о высшей нервной деятельности по проблеме сознания.

Тем более удивительно, как это высказывание И.П. Павлова пророчески подтвердилось. Мы можем теперь действительно видеть «сквозь черепную коробку» активные зоны с помощью методов «изображения живого мозга», о которых говорилось ранее, и видим нечто похожее на то, о чем говорил И.П. Павлов.

Главное же заключается в том, что концепция «светлого пятна» получила свое развитие в новейших гипотезах в виде «теории прожектора». Данная концепция была сформулирована Ф. Криком [Crick, 1984] – соавтором теории двойной спирали и нобелевским лауреатом. Здесь хотелось бы сделать небольшое отступление: можно

сказать, что проблемы сознания как бы притягивают к себе внимание нобелевских лауреатов, хотя никто еще Нобелевскую премию за исследования сознания пока не получил. И.П.Павлов был только первым, но не последним в этом ряду. Это показывает, что проблема сознания – одна из важнейших и интереснейших в науке, и лучшие умы, воодушевленные высоким признанием, тянутся к ее разрешению.

Основные предпосылки и положения «теории прожектора» сводятся к следующему. Вся информация поступает в кору по сенсорным путям через переключательные ядра в дорзальном таламусе (включая и примыкающие к нему коленчатые тела). Возбудимость этих переключательных ядер может быть избирательно изменена за счет коллатералей от нейронов ретикулярного комплекса таламуса, входящего в его вентральный отдел. Взаимоотношения между этими частями таламуса построены таким образом, что в каждый данный момент одна из нейронных групп дорзального таламуса оказывается в состоянии высокой возбудимости, что значительно усиливает импульсный поток к соответствующим отделам коры, в то время как другие группы оказываются, наоборот, заторможенными. Период такой высокой возбудимости длится около 100 мс, а затем усиленный приток поступает к другому отделу коры. Ф. Крик предполагает на этом основании, что область наиболее высокой импульсации представляет в данный момент как бы центр внимания, а благодаря перемещению «прожектора» в другие участки становится возможным их объединение в единую систему. В этом процессе большую роль играет синхронизация активности нейронных групп на одной частоте, что также происходит за счет влияния восходящих таламических проекций с кратковременной модификацией деятельности соответствующих синапсов.

Важно, что в число вовлеченных в совместную деятельность нейронных групп входят нейронные ансамбли в различных областях коры. Подобная интеграция, по мнению автора, и обеспечивает осуществление высших психических функций. Предполагается также, что одновременно могут действовать несколько «прожекторов». Данная концепция была разработана, в первую очередь, для обработки зрительных сигналов, но автор предполагает, что описанная схема является общей для всех анализаторов.

3. ПОВТОРНЫЙ ВХОД ВОЗБУЖДЕНИЯ И ИНФОРМАЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

Описанная ранее концепция «светлого пятна» исходит из того, что сознание определяется некоторым уровнем возбудимости мозговых структур. Однако можно предположить, что этого недостаточно и в действительности возникновение психического связано с некоторым принципом в организации процессов мозга, предполагающим их определенное усложнение по сравнению с более простыми функциями мозга.

Одна из гипотез, привлекающих в последние годы внимание исследователей, – представление о возврате возбуждения в места первичных проекций и возникающем на этой основе сопоставлении и синтезе имевшейся ранее и вновь поступившей информации. Таким образом, схема рефлекса дополняется здесь звеном обратной связи, что превращает дугу в кольцо. Впервые идея об информационном синтезе как мозговой основе возникновения субъективных переживаний была выдвинута в 1976 г. [Иваницкий, 1976; Иваницкий и др., 1984] на основе исследований физиологических механизмов ощущений.

3.1. Мозговая основа ощущений

Психологам с 20-х гг. известно, что ощущение возникает довольно поздно – после 100 мс от момента предъявления стимула (т.е. значительно позже прихода сенсорных импульсов в кору). В настоящей работе была поставлена задача понять, что происходит за это время и какой стадии мозговых процессов соответствует возникновение субъективного образа. В исследовании при предъявлении одних и тех же стимулов записывали объективные показатели мозговой деятельности в виде вызванных потенциалов и определяли количественные показатели восприятия. Для получения последних использовались методы теории обнаружения сигнала [Swets et al., 1961], которая описывает процесс восприятия с помощью двух независимых переменных: показателя сенсорной чувствительности d' и критерия решения, определяемого мотивационными факторами. Основные выводы построены на вычислении корреляций между показателями физиологии и психологии, а именно амплитудой волн вызванного потенциала и психофизическими индексами. Исследования проведены на соматосенсорном [Иваницкий, Стрелец, 1976] и на зрительном [Иваницкий, Матвеева, 1976] анализаторах, причем полученные на обеих модальностях результаты были принципиально сходными.

Было установлено, что амплитуда ранних волн вызванного потенциала (ВП) обнаруживала статистически достоверную корреляцию с показателем d' , а поздних волн – с критерием решения. Промежуточные волны с латентностью 140 мс для соматосенсорного и 180 мс для зрительного анализатора коррелировали с обоими перцептивными индексами, причем такая двойная корреляция обнаруживалась только для волн проекционной коры. Амплитуда этих волн определялась, таким образом, как сенсорными свойствами стимула, так и его значимостью. На основании имеющихся данных о генезе отдельных волн вызванного потенциала был описан механизм, обеспечивающий указанную двойную корреляцию.

В основе этого механизма лежало кольцевое движение нервных импульсов с «центральной станцией» в проекционной коре. Сначала возбуждение поступало от проекционной к ассоциативной коре. Для зрительных стимулов это были отделы височной коры, играющей важную роль в опознании стимулов, а для кожных раздражений – вторичные и третичные зоны соматосенсорной коры. Затем нервные импульсы приходили к структурам лимбико-гиппокампаального комплекса и подкорковым центрам эмоций и мотиваций. До этой стадии поступательное движение возбуждения от рецептивных зон к исполнительным центрам полностью укладывалось в схему рефлекса. Однако процесс на этом не заканчивался: он включал еще возврат возбуждения в кору, включая и ее проекционные отделы (по системе диффузных проекций). Благодаря возврату возбуждения нервные импульсы, приходящие из мотивационных центров, накладывались в нейронах проекционной коры на следы сенсорного возбуждения. На этом этапе или несколько раньше в процесс включалась и лобная кора, что проявлялось в синхронизации рисунка ВП в интервале от 100 до 200 мс после стимула [Иваницкий, Стрелец, 1979]. Было высказано предположение, что указанные промежуточные компоненты ВП отражали синтез на корковых нейронах двух видов информации: наличной информации о физических характеристиках стимула и извлекаемых из памяти сведений о его значимости.

Самое интересное, однако, заключалось в том, что пиковая латентность этих волн ВП точно совпала со временем появления ощущения, измеренным ранее в психологических экспериментах [Froelich, 1929; Pieron, 1961; Бойко, 1964]. Следовательно, можно было предположить, что синтез двух видов информации – наличной и извлекаемой из памяти, – и составляет тот ключевой механизм, который лежит в основе ощущения как феномена уже не физиологического, а психического уровня (рис. 11.1).

Другими словами, был сделан шаг к преодолению барьера между двумя уровнями организации мозговых процессов, один из которых не сопровождается, а другой сопровождается субъективными переживаниями. Согласно предложенной концепции, последовательное поступление информации от рецепторов приводит к повторному движению возбуждения по указанному кольцу, обеспечивая постоянное сопоставление сигналов, приходящих из внешней и внутренней среды, что и составляет психический мониторинг происходящих изменений. Этот процесс осуществляется с периодом квантования приблизительно в 100–180 мс (обратим внимание, что это время сопоставимо с указанным в теории прожектора), составляющим минимальную длительность ощущений [Гольдбурт, Макаров, 1971; Blumenthal, 1977]. Позднее сходное кольцо возбуждения было описано М. Мишкиным [Mishkin, 1993] у обезьян при анализе стимульной информации и образовании памятного следа.

Идея о повторном входе возбуждения в нервные структуры как базисном механизме возникновения субъективного опыта была высказана в последние годы (независимо от нас) рядом авторов. Наиболее полно она была развита в трудах нобелевского лауреата (за исследование антител) Дж. Эделмена [Эделмен, 1981; Edelman, 1989], теория сознания которого получила достаточно широкую известность. По мнению этого автора, в основе возникновения субъективных феноменов лежит механизм повторного входа возбуждения в те же нейронные группы после дополнительной обработки информации в других группах или поступления сигналов из внешней среды, причем обратные связи могут соединять как анатомически близкие, так и удаленные структуры. Этот повторный вход (reentering) дает возможность сравнивать имевшиеся ранее сведения с изменениями, происшедшими в течение одного цикла.

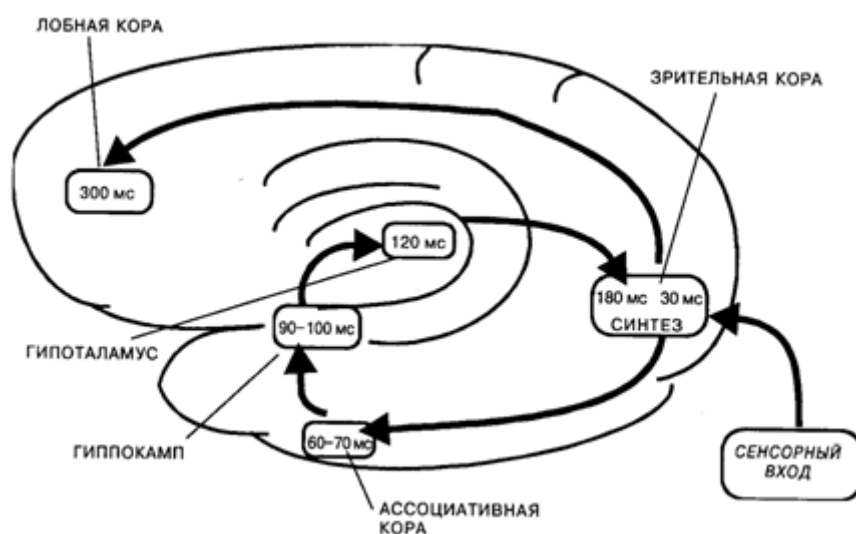


Рис. 11.1. Схема кольцевого движения возбуждения при возникновении зрительных ощущений. Ведущее звено в этом процессе – синтез информации о физических и сигнальных свойствах стимула на нейронах проекционной коры

Кроме того, сходная концепция сознания разрабатывается в нашей стране В. Сергиным [1994], который считает, что данный механизм лежит в основе феномена «внутреннего видения», составляющего суть сознания. Сходные гипотезы о возврате возбуждения в первичную кору как механизме возникновения зрительных и соматосенсорных ощущений были выдвинуты и другими авторами [Cauller, Kulics, 1991; Stoerig, Brandt, 1993; Desmedt, Tomberg, 1995].

Достаточно хорошо проработанная с концептуальной и нейрофизиологической точки зрения концепция сознания была выдвинута Дж. Греем [Gray, 1995]. В соответствии с этой концепцией, содержание сознания определяется активностью субикулярного (отдел гиппокампа) компаратора вместе с обратной связью от данного компаратора к тем наборам нейронов в перцептивной системе, которые снабжают вход данного компаратора с учетом результатов текущего процесса сравнения. Идея о важной роли лимбических структур в генезе психики согласуется и с данными о том, что эти структуры тесно связаны с эксплицитной памятью, узнаванием и воспоминанием [Mishkin et al., 1991]. В то же время вряд ли гиппокамп может принадлежать главной роли в высших функциях мозга. Именно поэтому представления о синтезе информации в коре как ведущем звене в механизмах психики, с нашей точки зрения, более предпочтительны, тем более, что они хорошо согласуются и с данными других авторов, приведенными ранее.

Для оценки предложенных концепций важное значение может иметь соотнесение временной шкалы мозговых процессов со временем субъективно переживаемых событий. По Дж. Эделмену [Edelman, 1989], время одного цикла прохождения возбуждения составляет 100–150 мс. Если прибавить к этому время, необходимое для прихода сенсорных импульсов в кору, то в сумме получается время, достаточно близкое к тому, которое было найдено в наших экспериментах. Дж. Грей [Gray, 1995] считает, что в квантовании процессов сознания ведущую роль играют процессы, связанные с тета-ритмом, что дает следующее время: $1000/6=166$ мс. О значении частот тета-ритма в данном аспекте в свое время писал и П.В. Симонов [1979]. В цитированной ранее работе Дж. Десмедта и К. Томберг [Desmedt, Tomberg, 1995] процесс синхронизации на частоте 40 Гц развивался в течение 100 мс после появления потенциала в первичной коре и до начала волны P300. Попутно отметим, что синхронизации потенциалов на частоте 40 Гц рядом автором придается большое значение в механизмах сознания и образования зрительных образов [Kulli, Koch, 1991; Engel et al., 1991].

М. Познер и М. Ротбарт [Posner, Rothbart, 1994] показали, что при опознании стимулов вслед за первичной активацией задних отделов коры происходит вовлечение в функцию фронтальной коры с последующим возвратом возбуждения и реактивацией задней коры через 150 мс после ее первоначального возбуждения.

В исследованиях Б. Либета и др. [Libet et al., 1967] с регистрацией вызванных потенциалов на электрокожные стимулы с поверхности коры во время нейрохирургических операций было показано, что на слабые, подпороговые стимулы в коре регистрируются только ранние волны ответа с латентностью до 100 мс. При усилении раздражений в ВП появляются и более поздние колебания с латентностью 150 мс, что сопровождается появлением субъективных ощущений и практически совпадает с латентностью волн ВП, обнаруживших в наших исследованиях двойную корреляцию с перцептивными индексами.

Б. Баарс [Baars, 1993] на основе анализа психологической литературы приходит к выводу, что образы возникают в течение первых 200 мс после действия стимула, а в последующем (200–500 мс) происходит их категоризация.

Из сказанного можно сделать вывод о том, что идея повторного входа возбуждения и информационного синтеза в течение последних 20 лет была высказана независимо друг от друга рядом авторов, относящихся к разным школам и строившим свои заключения на основе разных данных. Очевидно, подобное совпадение не может рассматриваться как случайное. Скорее, оно свидетельствует о приближении к истинному пониманию тех

принципов организации мозговых процессов, которые лежат в основе субъективных переживаний.

Приведенные ранее данные касались происхождения одного из наиболее простых психических явлений – ощущений. В связи с этим может возникнуть вопрос о том, насколько данные закономерности универсальны и может ли тот же принцип информационного синтеза быть распространен и на более сложные психические проявления, например на процесс мышления?

3.2. Механизмы мышления

Ответу на этот вопрос были посвящены наши исследования последних десяти лет. В работе ставилась задача изучить структуру корковых связей при решении различных мыслительных операций. При этом мы исходили из фундаментальных идей российской нейрофизиологической школы Н.Е. Введенского–А.А. Ухтомского о том, что связь между нервными структурами возникает на основе уравнивания ритмов их деятельности. М.Н. Ливановым [1972] и В. С. Русиновым [1969] было показано, что эти ритмы находят отражение в частотных параметрах электроэнцефалограммы (ЭЭГ), из чего последовал решающий вывод о том, что синхронизация частотных характеристик биопотенциалов мозга может явиться условием и индикатором внутрикорковой связи.

В развитие этих идей был создан метод, получивший название картирования внутрикоркового взаимодействия [Иваницкий, 1990, 1997]. В основе метода лежат представления о том, что наличие в спектрах ЭЭГ разных областей коры точно совпадающих частотных пиков является указанием на наличие в этих областях нейронных групп, работающих в одном ритме и, следовательно, функционально связанных друг с другом.

Испытуемым на экране монитора предъявлялись задачи на образное, пространственное и абстрактно-вербальное мышление. В первом случае субъект должен был опознать эмоцию на фотографии лица (использовались четыре базовые эмоции: радости, страха, гнева и горя, а также смешанные состояния), во втором – сравнить две геометрические фигуры с целью определения их идентичности или зеркальной симметрии. В качестве вербальных задач использовано решение анаграмм или выбор из четырех слов одного, относящегося к другой смысловой группе.

Было установлено, что простой и достаточно симметричный рисунок связей, характерный для состояния покоя, при умственной работе изменялся. Связи начинали сходить к определенным областям коры, образуя как бы узлы или центры связей, названные фокусами взаимодействия. При этом топография фокусов взаимодействия оказалась специфичной для мыслительных операций разного знака. Так, при образном мышлении фокусы локализовались преимущественно в теменно-височных областях, а при абстрактно-вербальном мышлении – в лобных отделах коры. Пространственные задачи, включавшие элементы обоих видов мышления, характеризовались образованием фокусов на более ранних этапах в задних, а затем и в передних отделах коры [Сидорова, Костюнина, 1991; Иваницкий, Ильюченко, 1992; Николаев и др., 1996] (рис. 11.2).

Специализация полушарных функций как бы накладывается на описанные ранее закономерности. В исследованиях, в которых испытуемому давалось задание мысленно построить зрительный образ из ограниченного набора простых элементов, было показано, что у лиц с преобладанием первой сигнальной системы, по И. П. Павлову, фокусы взаимодействия локализовались преимущественно в правом, а у лиц с преобладанием

второй, речевой системы – в левом полушарии. При этом на этапе нахождения образа фокусы были расположены в затылочных и височных (зона опознания) отделах полушарий, а на этапе конструирования образа – в лобной коре [Иваницкий и др., 1990]. Следует отметить, что нахождение решения при всех типах задач, даже если речевой ответ не требовался, сопровождалось (или определялось?) включением в функцию вербальной левой височной зоны.

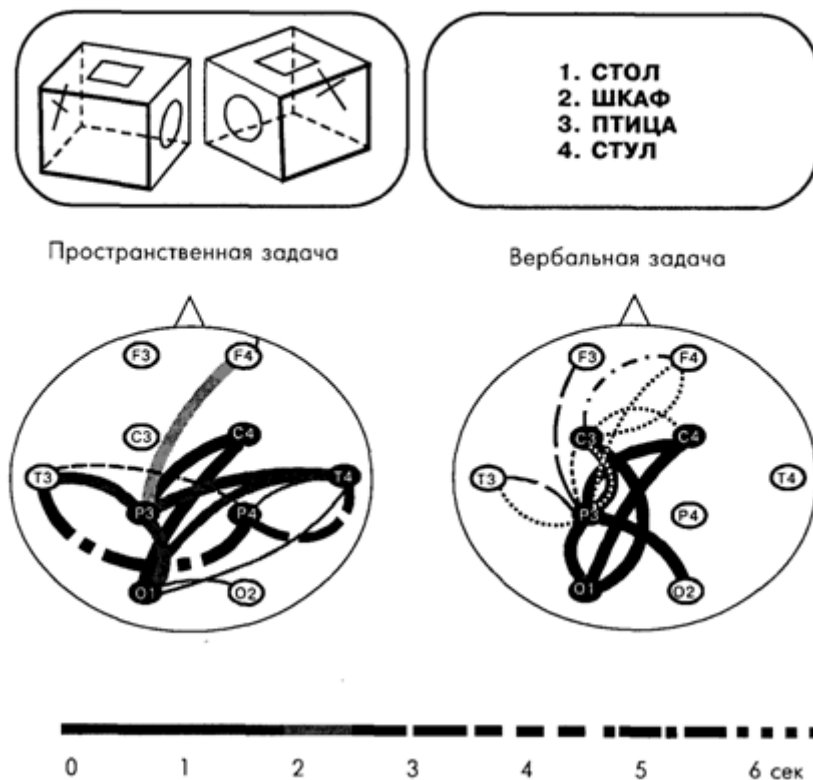


Рис. 11.2. Кортиковые связи в диапазоне частот бета-ритма при двух мыслительных операциях. Вверху представлены примеры задач; слева – связи при задаче на пространственное мышление, которая заключалась в сравнении двух геометрических фигур, предъявляемых на экране монитора, с целью определения их идентичности или зеркальной симметрии, что решалось путем мысленной ротации; справа – связи при задаче на вербальное мышление, которая состояла в том, что из четырех слов на экране монитора субъект должен был выбрать одно, относящееся к другой смысловой группе. На рисунке представлены статистически значимые связи при сравнении со зрительно-моторным контролем, включавшим предъявление изображений и двигательный ответ, но не требовавшим мыслительных операций. Толстые линии – связи на частоте 16–19 Гц., тонкие линии – связи на частоте 13–16 Гц. Шкала – время появления связи после предъявления задачи. Средние данные по группе из 43 человек

Обобщая эти данные, можно прийти к выводу о том, что важным признаком организации корковых связей при мышлении является их конвергенция к определенным центрам – фокусам взаимодействия. При этом связи, подходящие к фокусу, устанавливаются на разных частотах, собственно именно это обстоятельство и лежит в основе образования фокуса, так как связи на одной частоте образовывали бы однородную сеть, не имеющую центров. Можно предполагать, что каждая из связей приносит к центру из определенной области коры или подкорковых образований свою информацию. В фокусе эта информация может быть сопоставлена и перекомбинирована определенным образом. Основную функцию фокуса взаимодействия составляет, таким образом, информационный синтез,

т.е. процесс, сходный с тем, который мы наблюдали в проекционной коре при возникновении ощущений.

Основное различие состоит в том, что место сенсорного сигнала здесь могла занять информация, хранящаяся в оперативной памяти (например, об условиях решаемой задачи), а ведущая роль в процессах информационного синтеза принадлежала не проекционной, как при возникновении ощущений, а ассоциативной коре. В фокусе оперативная информация сопоставлялась с информацией, извлекаемой из долговременной памяти, и сигналами, приходящими из мотивационных центров. Предполагается, что на основе происходящего в фокусе сопоставления и достигается конечная цель мыслительного процесса в виде нахождения решения. Субъективно все это переживается как процесс думания и нахождения ответа.

Гипотетическая структура фокуса взаимодействия состоит из групп нейронов с различными частотными характеристиками, настроенных на одинаковые с ними по частоте группы на периферии. Эти связи по своей природе должны быть двухсторонними, т.е. как прямыми, так и обратными: если две группы имеют одну частоту, то любая из них в равной степени способна и воспринимать, и передавать информацию связанной с ней группе (в зависимости от соотношения фаз колебаний). Одно кольцо при ощущении заменяется здесь, таким образом, как бы системой колец, замыкающихся на один центр.

Внутри фокуса группы нейронов должны быть объединены связями, образованными на ином принципе: так как они работают на разных частотах, принцип изолабельности здесь не применим. Очевидно, это должны быть жесткие связи, основанные на структурных изменениях в синапсах. Данные связи эффективны в любой фазе цикла возбудимости нейрона или нейронного осциллятора, за исключением фазы абсолютной рефрактерности (рис. 11.3). Идея об обеспечении психической функции за счет сочетания жестких и гибких звеньев была впервые высказана Н.П. Бехтеревой [1980].

Изложенные представления о фокусах взаимодействия и их функциональном значении хорошо согласуются с данными А. Дамасио [Damasio, 1994], который считает, что в обеспечении высших психических функций ведущую роль играют так называемые зоны конвергенции, которые принимают и синтезируют информацию, поступающую из других отделов коры и подкорковых образований.

Все сказанное дает возможность объединить данные, полученные при изучении механизмов восприятия и мышления, единым принципом информационного синтеза как мозговой основы возникновения нового качества в виде субъективных переживаний.

4. СОЗНАНИЕ, ОБЩЕНИЕ И РЕЧЬ

Концепция коммуникативной природы сознания была выдвинута впервые П. В. Симоновым [1981]. Позднее сходные мысли были высказаны другими авторами [Hesslow, 1994; Frith, 1995]. По определению П.В. Симонова, сознание представляет собой знание, которое в абстрактной форме может быть передано другим людям. Этот смысл содержится и в самой этимологии слова «со-знание», т.е. совместное знание. Оно возникло в процессе эволюции на базе потребности к общению, передачи знаний и объединения усилий высокоорганизованных членов сообщества, какими являлись наши предки. Однако поскольку внутренний мир человека скрыт от внешнего наблюдателя, передача сведений от одного человека к другому может происходить лишь путем абстракции, т.е. в виде знаков. Такой знаковой формой общения является речь,

формирующаяся в процессе общения. На основе общения возникает и сознание как высшая форма психического, свойственная только людям.

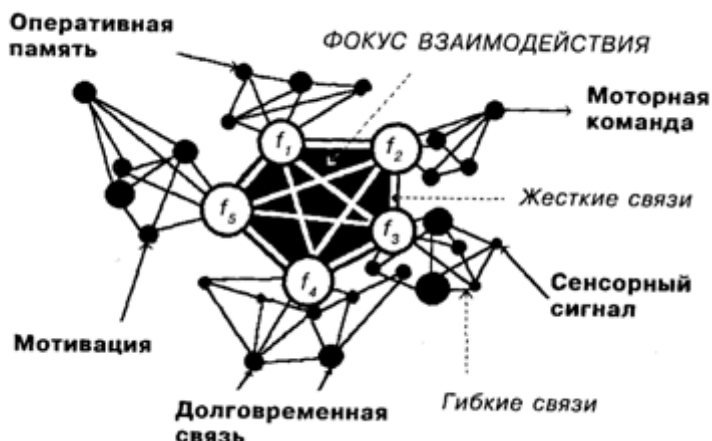


Рис. 11.3. Схема фокуса взаимодействия. Фокус состоит из групп нервных клеток, отличающихся различными частотными параметрами и входящими в состав нейросетей, где нейронные ансамбли объединены гибкими связями на основе идентичности частотных характеристик. Группы внутри фокуса соединены жесткими связями, основанными на структурных изменениях в синапсах. Благодаря такой структуре, фокус получает информацию, циркулирующую в различных нейронных сетях, включая: сенсорную информацию, сведения, хранящиеся в оперативной и долговременной памяти, а также сигналы из центров мотивации. На основе сравнения и синтеза различной информации достигается решение, которое реализуется в моторных командах.

Непосредственная связь сознания с речью показана в исследованиях на людях, выходящих из состояния комы. В этом случае речевой контакт с больным, что, как известно клиницистам, является важным признаком возвращения сознания, совпадает с образованием когерентных связей между электрической активностью гностических (теменно-височных) и моторно-речевых (нижнелобных) отделов левого полушария [Гриндель, 1985; Добронравова, 1992]. Э.А. Костандов [1983] считает передачу сигналов на моторные речевые центры решающим условием для перехода от бессознательных к осознаваемым формам восприятия внешних сигналов (см. гл. 12).

Особая роль левого, речевого полушария в механизмах сознания была показана и в исследованиях на больных с перерезкой мозолистого тела (нервный пучок, соединяющий полушария) ([Sperry, 1970], Нобелевская премия 1981 г., подробнее см. гл. 12). Было установлено, что в первые недели после операции у подобных больных проявлялся характерный когнитивный дефект, не наблюдаемый при других воздействиях. В проведенных экспериментах больные получали следующее задание: в соответствии с предъявленным рисунком предмета или его словесным обозначением найти на ощупь данный предмет за перегородкой из числа нескольких других. Проверялось выполнение данного задания при изолированном предъявлении изображения только в левое или правое полушарие, что достигалось смещением изображения соответственно вправо и влево от центральной точки фиксации. Оказалось, что в обоих случаях больной успешно выполнял задание. Но если изображение поступало в левое полушарие, то больной мог дать словесный отчет о своих действиях. В то же время при предъявлении изображения в правое полушарие больной не мог сказать, что и почему он сделал. Таким образом, он в этом случае как бы не осознавал своих действий. Правда, сами исследователи избегали при интерпретации этих данных говорить о нарушении у таких больных функций

сознания, считая, что правильнее говорить лишь об отсутствии вербализации совершаемых действий. Действительно, больные как будто не теряли при этом ориентировки в пространстве и времени и сохраняли контакт с окружающими (т.е. сознание в его более элементарном понимании сохранялось), но ясно, что возможность самоотчета (важное свойство сознания) при этом нарушалась.

Об участии речевых зон коры в процессах осознания свидетельствует и работа Р. Салмелин и др. [Salmelin et al., 1994]. Авторы регистрировали магнитные поля мозга при рассматривании субъектом картинок различного содержания. При этом, даже если называть изображенный объект не следовало, реакция все равно переходила на вербальные зоны левого полушария. Это происходило через 400 мс после стимула, т.е. на 200 мс позднее возникновения ощущений, которому в описываемых экспериментах соответствовала реакция зрительных и теменно-височных отделов коры с латентностью около 200 мс. В наших исследованиях по механизмам ощущений категоризации возникших ощущений соответствовал третий этап восприятия, что происходило при ведущей роли лобной коры. Из этих данных также следует, что на протяжении «одного кванта» субъективных переживаний человек находится на довербальной стадии психического. Этот факт интересен со следующей точки зрения: он показывает, что более сложные психические функции не отменяют более простых, а как бы надстраиваются над ними. Это, очевидно, отражает процесс эволюции элементарных психических функций в более сложные при возникновении речи.

В то же время положение о связи сознания с речью не следует понимать упрощенно. Об этом свидетельствуют, в частности, данные наблюдений над больными с временным выпадением речевых функций, например в результате мозгового инсульта. После возвращения речи больные в этом случае, как правило, помнят все события, происходившие во время утраты речи, и могут рассказать о них, что свидетельствует о сохранности у них сознания в этот период болезни. Выход из этого противоречия, вероятно, заключается в том, что при этом остаются не нарушенными другие функции лобных долей, связанные со способностью к абстракции и запоминанием последовательности событий. Больной, следовательно, мог кодировать события в иной, неречевой, форме и запоминать их.

Может быть, поэтому правильнее связывать сознание не только с речью, но вообще с функциями префронтальной коры. Ранее уже говорилось о связи лобных отделов с абстрактным мышлением. Важную роль играет и другое свойство лобной коры. Установлено, что ее медиальные отделы имеют особое отношение к способности выстраивать и хранить в памяти события как последовательно развертывающиеся во времени [Fuster, 1985; Milner, 1993; Gevins, 1995], что является характерным признаком сознания. На этой основе возникает и способность к прогнозу и планированию, что также представляет собой одно из свойств сознания.

О важной роли лобных отделов полушарий в функциях сознания говорят М. Познер и М. Ротбарт [Posner, Rothbart, 1994] на основе сопоставления данных, полученных методом позитронно-эмиссионной томографии и регистрации биопотенциалов мозга. Авторы выделяют переднюю и заднюю системы внимания, причем передняя играет ведущую роль в сознании и контроле когнитивных функций в других отделах коры. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что активация лобных отделов усиливается при увеличении трудности задачи и наличии конфликтной информации и уменьшается по мере усвоения и автоматизации навыка. Когнитивные процессы основаны на взаимодействии обеих систем.

Сознание, как говорилось в начале главы, является феноменом субъективного мира человека. Именно поэтому, анализируя проблему связи сознания с речью, необходимо ответить и на вопрос о том, каким образом возникает субъективное переживание речевых функций, т.е. способность слышать как слова другого человека, так и свою собственную внутреннюю речь.

Попытки объяснить механизм внутренней речи были предприняты в ряде исследований. По одной из гипотез, внутренняя речь основана на проприоцептивных ощущениях, возникающих при небольшом произвольном сокращении артикуляционных мышц во время вербального мышления. Однако эта гипотеза была отвергнута, так как при введении добровольцам больших доз курареподобных препаратов, полностью блокировавших сокращение мышц, возможность думать и использовать внутреннюю речь у них не изменялась [Smith et al., 1947; Weisberg, 1980]. Против данной гипотезы, исходящей из того, что простого поступления сенсорных импульсов в кору уже достаточно для возникновения ощущений (что, как мы теперь знаем, неверно), можно привести и следующие соображения. Передача сигнала на мышцы, их сокращение и обратное поступление сенсорных сигналов в кору потребовало бы не менее 300-500 мс. Это вызвало бы значительное рассогласование по времени между мозговой основой мыслительного процесса и его воспроизведением в субъективной сфере, что сделало бы последовательную внутреннюю речь невозможной, а сами эти переживания ненужными. Именно поэтому механизм обеспечения психических переживаний и для речевых функций должен быть внутримозговым и иметь своей основой единую интегрированную систему связей проекционных и ассоциативных зон коры с речевыми.

Для понимания конкретных мозговых механизмов этого объединения важен описанный ранее факт, что при нахождении решения фокусы взаимодействия возникают в сенсорных речевых зонах коры. Это указывает, с одной стороны, на обязательное включение речевых функций на завершающем этапе мыслительных действий, а с другой – на то, что этот процесс происходит с участием механизмов информационного синтеза. Эти данные могут быть сопоставлены с уже упоминавшимися результатами М. Познера и М. Ротбарта [Posner, Rothbart, 1994] о том, что при анализе сложных сигналов, включая слова, первоначальная активация задних отделов коры сопровождается возбуждением лобной коры с последующим возвратом возбуждения в проекционную кору. Именно поэтому можно предполагать, что при слуховом восприятии словесных сигналов или внутренней речи возврат возбуждения происходит в височную кору (что обеспечивает внутреннее звучание слов), а при чтении слов – в зрительную кору с их видением.

Наконец, по мысли Д. Эделмена [Edelman, 1989], в основе «сознания высшего порядка», связанного с речью, лежит тот же принцип повторного входа возбуждения в поля лобной, височной и теменной коры, ответственные за выполнение отдельных функций, с реализацией речевыми центрами полученной информации в соответствующих фонах.

Таким образом, можно предположить, что глубинные механизмы, обеспечивающие довербальные формы психики в виде процессов информационного синтеза, могут быть достаточно универсальными и обеспечивать, при известном усложнении, субъективное переживание речевых функций, выполняя тем самым важную роль в механизмах сознания.

5. ФУНКЦИИ СОЗНАНИЯ

Вопрос о функциональном смысле субъективных переживаний, их роли в поведении – одна из важнейших проблем науки о мозге. Представляя собой результат синтеза

информации, психические феномены содержат интегрированную оценку ситуации, способствуя тем самым эффективному нахождению поведенческого ответа. Элементы обобщения содержатся в самых простых психических феноменах, таких, как ощущение. При мышлении информационный синтез включает не только соединение, но и перекомбинацию уже известных сведений, что и лежит в основе нахождения решения. Это относится как к перцептивному решению, т.е. опознанию стимула, так и (тем более) к решению о действии. Эти положения соответствуют представлениям П.К. Анохина [1978] о том, что психика возникла в эволюции потому, что психические переживания содержат обобщенную оценку ситуации, благодаря чему они выступают в качестве важных факторов поведения.

Возникновение речи и связанного с ней человеческого сознания принципиально изменяют возможности человека. Кодирование мира внутренних переживаний абстрактными символами делает доступным этот мир с его мыслями и чувствами для других людей, создавая единое духовное пространство, открытое для общения и накопления знаний. Благодаря этому каждое новое поколение людей живет не так, как предыдущее, что составляет резкий контраст с жизнью животных, образ жизни которых не меняется тысячелетиями. Таким образом, биологическая эволюция с ее законами выживания заменяется эволюцией (и революцией), совершаемой в умах людей.

Более труден вопрос о роли психических феноменов как факторов, влияющих на протекание мозговых процессов или даже управляющих ими. Этот вопрос тесно связан с понятием свободы воли, т.е. свободы выбора «по своей воле» того или иного решения и поступка, – одного из основных субъективно переживаемых феноменов.

В решении этой проблемы можно наметить два подхода. Согласно одной точке зрения [Симонов, 1993; Blomberg, 1994], свобода воли представляет собой лишь иллюзию, которая, тем не менее, объективно способствует более полному и всестороннему анализу информации мозгом при принятии решений. В действительности же поступок строго детерминирован внешней ситуацией, прошлым опытом индивида и наиболее важной, доминирующей в данный момент мотивацией. Лишь при некоторых особых обстоятельствах решение может определяться возникновением новых комбинаций хранящихся в памяти сведений. Такие нестандартные решения возникают в процессе творчества в особой сфере психического, которую П.В. Симонов определяет как сверхсознание.

В соответствии с другими представлениями [Stoerig, Brandt, 1993; Сперри, 1994], смысл психических переживаний заключается в том, что, возникая на базе более сложной организации мозговых процессов, психические феномены приобретают и новое качество. Это новое качество проявляется в другой логике развития событий, которая подчиняется закономерностям высшего порядка (по сравнению с закономерностями физиологического уровня). Так, цепь мыслей определяется их внутренним содержанием и развивается по законам дедуктивного мышления. Можно сказать и о правилах грамматики, определяющих построение фразы, в которой род существительного управляет формой глагола и родом прилагательного. Это реализуется в отдаче соответствующих команд артикуляционным мышцам, что может рассматриваться как проявление контроля со стороны психики над событиями физиологического уровня. Особая логика психических событий свойственна, очевидно, и так называемым неосознаваемым психическим явлениям, которые, собственно, только на основании такого критерия и могут быть отнесены к категории психических, а не физиологических феноменов, так как они не сопровождаются субъективными ощущениями.

Добавим, что последовательно развивая эти представления, можно сделать и следующий шаг. Внутренняя логика психических событий такова, что она допускает возможность действительного выбора поведенческого ответа на основе субъективной, но реально существующей оценки значения того или иного фактора или мотива поведения. При этом осознание всей неоднозначности этих оценок определяет и возможность альтернативных решений.

Два приведенных подхода к проблеме функционального значения психических феноменов и свободы воли основаны, главным образом, на логических построениях философского характера. Решение о том, какой из них правилен, может быть найдено только на основе точного эксперимента. Но пока не видно, как это можно сделать, так как здесь мы вплотную приближаемся к границе, которая разделяет естественнонаучное и гуманитарное знание с их различной системой доказательств. Именно поэтому такое решение – дело будущего.

6. ТРИ КОНЦЕПЦИИ – ОДНО СОЗНАНИЕ

Три изложенные концепции сознания, как говорилось ранее, не противоречат друг другу, а, наоборот, взаимно дополняют одна другую. Осуществление высших психических функций требует оптимального уровня возбудимости мозговых структур. Хотя в обеспечении функций и участвует большое количество сонастроенных образований, вполне логично предположить, что одно из них выполняет наиболее важную, интегрирующую роль. К таким структурам, в частности, относятся описанные ранее фокусы взаимодействия. Можно предположить, что эти структуры должны, в первую очередь, находиться в состоянии оптимальной возбудимости, выполняя роль «светлого пятна».

Однако механизм, управляющий уровнем возбудимости корковых зон, касается, главным образом, условий возникновения психических переживаний, а не их непосредственного мозгового обеспечения. На этот вопрос в известной мере отвечает вторая из изложенных концепций – гипотеза повторного входа возбуждения и информационного синтеза. Этот механизм является, как можно предположить, основным в возникновении более простых психических феноменов. Однако осуществление более сложных форм психического требует обязательного участия лобных отделов коры, ответственных за абстракцию и речь. Ведущую роль при этом играет левый передний квадрант полушарий. В то же время в обеспечении субъективного переживания этих высших функций важная роль принадлежит, очевидно, тому же механизму кольцевого движения возбуждения и информационного синтеза.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что интенсивные исследования, проводимые в последние годы, в значительной мере приблизили нас к пониманию мозговых основ сознания. Но многое еще остается неизвестным, и исследователи находятся только на пути к разгадке главной тайны природы.

Глава 12 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО

1. ПОНЯТИЕ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

В процессе деятельности человека в постоянно меняющейся окружающей среде поступающая информация перерабатывается на разных уровнях центральной нервной системы. Переключение нервной сигнализации на филогенетически новый уровень происходит в том случае, если сохраняется возможность обработки информации и осуществления рефлекторного ответа на низших звеньях интеграции нервных процессов. Это хорошо видно на примере автоматизированного поведения, когда с упрочением навыка все большая часть поступающей извне информации не доходит до сознания, а обрабатывается и переключается на эффекторную систему на более низких уровнях центральной нервной системы. Подобная организация обработки информации, поступающей в головной мозг человека, позволяет измерять в эксперименте чувствительность любой сенсорной системы с помощью регистрации различных реакций. Одни из них считаются показателем осознания раздражителя, для других последнее не обязательно – это многообразные вегетативные, биоэлектрические, эмоциональные, поведенческие и психические реакции.

Решение давнего спора о том, следует ли у человека все психическое отождествлять только с сознательным опытом или необходимо допустить существование бессознательных психических явлений, кроме естественнонаучного значения, имеет несомненный методологический аспект. Отрицание бессознательного с неизбежностью закрывает естествоиспытателю путь для выявления причинных связей и причинных отношений между отдельными явлениями психической жизни человека. Сознание, как писал Л.С. Выготский [1982], характеризуется перерывами и нередко отсутствием видимых связей между отдельными его элементами. Понятие бессознательного, заполняя пробелы между сознательными явлениями, позволяет изучать все психические функции у человека вплоть до самых высших ее форм с позиций детерминизма. Таким образом, бессознательное – это гносеологически необходимая категория. Исходя из этого принципиального положения (а его справедливость подтверждается многими фактами, полученными в экспериментально-психологических и психофизиологических исследованиях), следует считать, что бессознательное – это такая же психическая реальность, как и сознательная психическая жизнь.

Понятие бессознательного нередко толкуется весьма широко и включает в себя все психические явления вне сферы сознания, т.е. те содержания психической жизни, о наличии которых человек либо не подозревает в данный момент, либо не знает о них в течение длительного времени, либо вообще никогда не знал. В качестве одного из примеров бессознательного можно привести факт неосознаваемости сигналов, непрерывно поступающих в головной мозг из самого организма, его внутренних органов, мышц, суставов. Бессознательное, понимаемое в узком смысле (по З. Фрейду) как вытеснение из сознания, возникает в онтогенезе у человека относительно поздно и, в известном смысле, является производной величиной от развития и дифференциации сознания [Выготский, 1982].

В современной психофизиологии все большее признание получает термин «неосознаваемое». Он обозначает ряд неоднородных явлений. К ним следует отнести феномен, обозначаемый как предсознательное, – это содержания душевной жизни, которые в данный момент неосознаваемы, так как находятся вне сферы избирательного внимания, но могут легко стать осознаваемыми при переключении на них внимания.

Широкий круг психических явлений у человека в норме и патологии связан с неосознаваемым как подпороговым (по отношению к сознанию) восприятием эмоционально или мотивационно значимых, но физически слабых внешних сигналов, которые не достигают уровня сознания и не осознаются субъектом, однако вызывают

вегетативные, биоэлектрические и эмоциональные реакции и могут влиять на процессы высшей нервной деятельности. Еще одна форма неосознаваемого – это когнитивная установка, т.е. состояние готовности субъекта к определенной активности, которое формируется на неосознаваемом уровне при наличии двух основных условий: актуальной потребности у субъекта и объективной ситуации ее удовлетворения. Автор общей теории установки Д.Н. Узнадзе [1958] считал, что установка образуется без участия сознания и не является феноменом сознания, а отражает какие-то процессы, организующие на неосознаваемом уровне специфическое состояние психики, которое в значительной мере предваряет решение когнитивной задачи на сознательном уровне. Установка как бы заранее организует в конкретной ситуации направленность субъекта на определенную активность, готовность к той или иной форме реагирования и стратегию решения задачи. Кроме того, в организации на неосознаваемом уровне произвольных движений существенную регулирующую и координирующую роль играет установка, или, как ее называет В. С. Гурфинкель [1995], «система внутренних представлений» (см. гл. 5).

Перед психофизиологией бессознательного стоят два основных вопроса:

1. можно ли у бодрствующего человека вызвать или выработать психические, поведенческие, эмоциональные и вегетативные биоэлектрические реакции, или состояния на внешние стимулы, в частности, семантические, без осознания их человеком?
2. как влияют эти неосознаваемые явления на психические функции и поведение субъекта, осуществляемые на сознательном уровне, и каковы физиологические механизмы подобных влияний?

2. ИНДИКАТОРЫ ОСОЗНАВАЕМОГО И НЕОСОЗНАВАЕМОГО ВОСПРИЯТИЯ

Проблема экспериментального изучения неосознаваемого восприятия сводится к попыткам выявить пороговую разницу между двумя индикаторами: один из них – показатель осознания стимула; другой – подпорогового (по отношению к осознанию) эффекта этого стимула. Разница в пороговой величине этих двух индикаторов составляет область бессознательного или неосознаваемого, в пределах которой внешний стимул может вызывать вегетативные и биоэлектрические реакции, а также влиять на поведенческие и психические функции человека. Первое экспериментальное изучение зоны неосознаваемого было осуществлено Г.В. Гершуни [1977] путем вычисления количественных отношений между силой звуковых или электрокожных раздражений, которые ощущаются субъектом и вызывают различные ориентировочные реакции (расширение зрачка, кожно-гальваническая реакция, реакция депрессии альфа-ритма и дыхательная реакция). Неосознаваемая зона, в пределах которой неощущаемые звуковые стимулы вызывают биоэлектрические или вегетативные реакции, была особенно четко выражена в этих исследованиях при патологии головного мозга, приводящей к астении и понижению возбудимости сенсорной системы. Например, у больных с воздушной контузией головного мозга кожно-гальваническая реакция (КГР) вызывалась звуками на 30–40 дБ ниже порога слышимости. Величина этой зоны непостоянна, она колеблется в довольно значительных пределах, в зависимости от различных факторов, например эмоционального состояния исследуемого [Костандов, 1977].

О факте осознания стимула субъект сообщает в словесном отчете или с помощью произвольной двигательной реакции. Наибольшие теоретические и методические трудности связаны именно с этими индикаторами сознания, так как они существенно

зависят от критериев, которые субъект использует при принятии решения о наличии стимула и своей произвольной реакции на него. Формирование критерия определяется многими факторами: инструкцией экспериментатора; условиями опыта; наличием или отсутствием положительного подкрепления «попадания в цель» и отрицательного подкрепления «ложной тревоги»; размером того и другого; отношением исследуемого к подкреплению и вообще к эксперименту; его характерологическими особенностями («либералы» и «консерваторы»).

Согласно теории статистического обнаружения сигнала использование «консерватором» более строгого критерия принятия решения имеет непосредственное отношение к проблеме неосознаваемого восприятия [Holender, 1986]. По мнению авторов, отрицающих возможность достоверной регистрации в эксперименте эффекта неосознаваемого восприятия у здорового человека, «консерватор», использующий строгий критерий решения о соотношении «сигнал–шум» предпочитает не сообщать о существовании сигнала, если не уверен в его наличии, хотя он может при этом иметь о нем какую-то информацию. Авторы высказывают предположение о том, что неосознаваемое восприятие существует только в тех случаях, когда высокий уровень принятия решения о наличии сигнала неверно определяется исследователем как предел восприятия. Это предостережение весьма существенно и его необходимо учитывать. Конечно, исследуемые, которые боятся совершить ошибку в условиях опыта, когда от них требуется определенный произвольный ответ типа «да-нет», могут не сообщить о стимуле, в вербальной оценке которого они испытывают сомнения, хотя он в той или иной степени осознается. На такие раздражения нередко регистрируются биоэлектрические, вегетативные и другие реакции, которые могут ошибочно относиться на счет неосознаваемого восприятия. Исследуемые «либералы», у которых критерий принятия решения о наличии стимула более низкий, чем у «консерваторов», дают больше положительных произвольных реакций за счет ответов типа «мне кажется», «я догадываюсь». Понятно, что в этих случаях увеличивается вероятность межсигнальных произвольных реакций или «ложных тревог», но уменьшается количество «подпороговых» восприятий.

Для уверенной констатации в экспериментальных исследованиях факта неосознаваемого восприятия обязательно соблюдение следующих трех критериев [Dixon, 1986]:

1. параметры стимула должны быть значительно ниже порога опознания;
2. в течение всего исследования, в многократно повторяемых пробах стимул ни разу не должен осознаваться;
3. необходимо обнаружить не только количественные, но и качественные различия между регистрируемыми физиологическими реакциями на осознаваемые и неосознаваемые стимулы.

Последний критерий является определяющим для доказательства факта наличия неосознаваемого восприятия.

3. СЕМАНЧЕСКОЕ ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЕ НЕОСОЗНАВАЕМЫХ СТИМУЛОВ

Впервые в эксперименте феномен неосознаваемого восприятия словесных стимулов был воспроизведен группой психологов «New Look» [McGinnies, 1944]. У здоровых людей

(студентов) порог опознания эмоционально неприятных (табу) слов при их тахистоскопическом предъявлении был явно повышен по сравнению с нейтральными словами. При этом табу слова вызывали КГР при таких коротких экспозициях, когда исследуемые еще не могли правильно назвать эти слова. Если исследуемые и высказывали догадки о табу слове, то они обычно не были связаны с экспонируемым словом. Уже в первых работах была сделана попытка дать нейрофизиологическое объяснение обнаруженному феномену. Предполагались два возможных механизма развития КГР еще до того, как табу слово осознается: КГР – результат действия обратной связи из корковых ассоциативных центров или же прямого действия зрительных импульсов на таламус.

Феномен психологической защиты в виде повышения порога осознания эмоциональных слов был получен и экспериментальным путем. У взрослых здоровых людей предварительно вырабатывалась оборонительная условная реакция на отдельные слоги (при электрокожном подкреплении). После этого измеряли пороги зрительного опознания. Пороги опознания слогов, на которые вырабатывалась оборонительная реакция, были явно выше, чем на нейтральные слоги, хотя какой-либо разницы в степени употребления применяемых слогов в прошлом не было и нельзя считать, что исследуемый подавляет свою произвольную реакцию. Исследователи, которые наблюдали в эксперименте повышение порога опознания эмоционально значимых слов, слогов или других объектов (например, изображения лица), регистрировали различные биоэлектрические и вегетативные реакции на стимулы, еще неосознаваемые субъектом, или же отмечали их влияние на мотивацию, оценку величины или характера предъявляемых в последующем на надпороговом, осознаваемом уровне тест-объектов, на содержание представлений, образов, фантазий, на мнемонические способности, на принятие решения о выборе реакции (см. [Костандов, 1977, 1983; Velmans, 1991]). В частности, в серии исследований регистрировались корковые вызванные потенциалы на отдельные слова, которые исследуемые не могли прочесть, так как на экране они были небольшой яркости и предъявлялись на очень короткое время (12–15 мс). Была выявлена четкая разница в величине поздних компонентов коркового ответа (N200 и P300) на нейтральные и эмоционально значимые слова [Костандов, 1983].

Подпороговый эффект неосознаваемых стимулов (в частности, эмоциональных слов) в этих исследованиях проявлялся только в случаях повышения порогов их опознания. Это дало основание считать, что неосознаваемое восприятие и феномен защиты восприятия, т.е. повышения порога осознания, – это две стороны одной медали. Поэтому физиолог, пытающийся исследовать нервные механизмы бессознательных психических явлений, неизбежно сталкивается с необходимостью выявления критических изменений в мозговых процессах, связанных с фактом осознания стимула.

Одно из критических условий осознания стимула – это время активации корковых клеток, участвующих в восприятии (см. также гл. 11). По данным В. Libet [1991] для процесса осознания стимула необходима определенная, минимум в несколько сот миллисекунд, продолжительность активации корковых нейронов. Слабое сенсорное раздражение может вызвать возбуждение корковых клеток, но если оно длится относительно непродолжительное время, то стимул не будет осознан. У бодрствующего человека с обнаженного воспринимающего участка коры регистрировалась реакция нейронов на раздражение кожи, которое не ощущалось, если ответ длился менее 300-500 мс. Этот факт, по предположению автора, может служить физиологическим подтверждением бессознательного восприятия.

Фактор определенного минимума длительности активации корковых нейронов может выполнять функцию фильтрующего механизма, не допускающего до сознания сенсорные

импульсы, которые вызывают относительно кратковременные реакции. При этом В. Libet [1991] постулируется наличие некоего «контролирующего фильтрующего механизма», угнетающего или облегчающего восприятие сенсорного раздражения путем сокращения или продления периода активации корковых нейронов. Экспериментальную модель предполагаемого фильтрующего механизма автор гипотезы видит в опытах с феноменом обратной маскировки восприятия кожного раздражения, когда применяются два стимула с небольшим временным интервалом между ними. В случаях если второй стимул сильнее первого, то он оказывает угнетающее воздействие на процесс коркового возбуждения, вызванного первым стимулом, т.е. он как бы прерывает его, вследствие чего не происходит осознания этого первого сенсорного раздражения. В естественных условиях роль раздражителя, оказывающего обратное действие на сенсорные процессы путем укорочения периода активности нейронов коры больших полушарий, могут играть эндогенные мозговые процессы.

Данная гипотеза рассматривает один из возможных физиологических механизмов фрейдовского понятия «цензуры», когда какое-то явление внешнего мира не доходит до уровня сознания. Имеется еще одна гипотеза, согласно которой происходит предсознательная (prior to awareness) оценка эмоционально значимых стимулов, в результате чего может изменяться уровень корковой активности и порог осознания стимула [Dixon, 1981]. Эта точка зрения не вызывает возражений, однако она не объясняет, каким образом центральная нервная система «узнает» стимул (в частности, словесный) еще до того, как он осознается. Очевидно предполагается существование какого-то чувствительного мозгового механизма, реагирующего на физически очень слабые, но психологически для данного субъекта весьма значимые стимулы. Этот сверхчувствительный механизм на основании информации, не достигающей уровня сознания, способен осуществлять семантическое дифференцирование отдельных слов, оценивать их эмоциональную значимость и затем повышать или понижать порог их осознания.

Большинство фактов семантического дифференцирования на неосознаваемом уровне были получены в условиях «психологической защиты», т.е. повышения порогов осознания эмоционально значимой словесной информации. Однако у лиц с так называемым синдромом «игнорирования» (неглект – «neglect»), который появляется в результате поражения правого полушария, явление неосознаваемого семантического анализа наблюдалось со стимулами, не имеющими для субъекта особого эмоционального значения [McGlinchey-Beroth et al., 1993; Marshall, Halligan, 1995; Milberg et al., 1995; см. также гл. 5]. Отдельные слова нейтрального содержания, предъявленные в «игнорируемом» участке поля зрения, сохраняются в памяти в форме «priming»: их вербального описания и осознания не происходит, но они подвергаются семантическому анализу и оказывают влияние на когнитивную деятельность, осуществляемую на сознательном уровне. Вероятно (может, и нередко) осуществление семантического анализа на неосознаваемом уровне и у здорового человека, в случае, когда словесные стимулы действуют вне фокуса его внимания [Velmans, 1991].

Таким образом, появляется все больше данных о реальности семантического анализа на неосознаваемом уровне не только в случаях психологической защиты при повышении порога осознания эмоционально значимых слов, но и в случаях действия вербальных стимулов вне поля фокусированного внимания субъекта. Однако далеко не всегда приводятся твердые доказательства того, что словесный стимул хотя бы частично не осознается и вследствие индивидуальных особенностей испытуемого не сообщается им, так как испытуемый не полностью уверен в наличии данного стимула. Это наиболее

трудная и важная проблема экспериментального исследования бессознательных психических явлений.

4. ВРЕМЕННЫЕ СВЯЗИ (АССОЦИАЦИИ) НА НЕОСОЗНАВАЕМОМ УРОВНЕ

Из наблюдений психиатров известно, что в определенных случаях неосознаваемые внешние сигналы, если они однажды или несколько раз совпадали с сильным отрицательным эмоциональным возбуждением, могут через месяцы и даже годы вызывать так называемые безотчетные эмоциональные переживания или даже невротические реакции, когда повод, вызвавший их в данное время, остается скрытым от сознания субъекта. Эмоция или невротическая реакция возникают как бы «беспричинно». На эмоционально неуравновешенного человека, особенно находящегося в невротическом состоянии, может действовать множество неосознаваемых им раздражителей, когда он не в состоянии отдать себе отчет о причине изменения своего настроения или самочувствия. Безотчетные эмоции могут возникать и у здоровых людей в экстремальных условиях, при напряженной работе, особенно требующей быстрых переключений внимания, а также при умственном утомлении.

Попытки выработать в лаборатории у здоровых людей условный рефлекс на неосознаваемые стимулы приводили к неоднозначным результатам [Костандов, 1977, 1983]. Также весьма противоречивыми оказались наделавшие много шума в 50-х гг. нашего столетия сообщения о том, что неосознаваемые субъектом слова (например, на экране между кадрами фильма) могут существенно изменять его поведение, влиять на реакции выбора или внушать определенные действия. Чем обусловлены эти расхождения?

Сопоставление методических приемов, используемых в различных работах, показывает, что для проявления условно-рефлекторного эффекта неосознаваемых стимулов необходимо следующее: во-первых, чтобы они были эмоционально значимы, и, во-вторых, чтобы уровень мотивации или эмоционального напряжения был достаточно высок. Эти положения были подтверждены в исследованиях на людях, поведение которых в жизни определялось доминантой сверхценных идей ревности и связанными с ними отрицательными эмоциями или доминирующей мотивацией влечения к алкоголю [Костандов, 1983, 1994]. С целью выработки временной связи эмоционально или мотивационно значимое слово на экране сочеталось с условным стимулом – изображением полосы света (рис. 12.1). В пробах, в которых второй в сочетаемой паре словесный стимул не осознается, амплитуда поздних компонентов коркового вызванного потенциала N200 и P300 на условный стимул (полоска света) значительно меньше по сравнению с пробами, в которых слово осознается или же оно, хотя и не осознается, но не имеет эмоционального значения для исследуемого (рис. 12.1 и 12.2). Условнорефлекторные изменения вызванного ответа P300 более диффузны и происходят не только в зрительной области (как в пробах с осознаваемыми словами), но и в вертексе. Таким образом, амплитуда поздних вызванных ответов на условный стимул существенно зависит от сигнального значения второго в сочетаемой паре, «подкрепляющего» словесного стимула. В случаях когда «подкрепляющее» слово имеет отношение к доминирующей мотивации или эмоциональным переживаниям субъекта, но не осознается им, корковый ответ на условный стимул явно уменьшается, т.е. условно-рефлекторные изменения имеют прямо противоположный характер тому, что наблюдается при осознании того же «подкрепляющего» слова. Наличие качественной разницы в корковых реакциях, связанной с фактом неосознаваемости словесного стимула, служит

убедительным доказательством реальности факта неосознаваемого восприятия семантической информации и влияния последней на корковые функции.

Естественно, перед исследователем встает вопрос о стойкости ассоциаций, формирующихся на неосознаваемом уровне. Эксперименты с угашением, когда на протяжении ряда дней многократно предъявлялся условный стимул без сочетания его с «подкрепляющим» словом, показали, что такие временные связи прочны и они очень медленно угашаются (после многократных (500–600) проб, проводимых в течение 4–5 дней). Сравнение результатов, представленных на рис. 12.3 и 12.4, показывает, что временные связи, сформировавшиеся на неосознаваемом уровне, значительно медленнее угашаются, чем в пробах с осознаваемыми словами. Эти данные делают понятными с физиологической точки зрения положение З. Фрейда [1989] о консервативности подсознания и давние наблюдения психиатров относительно стойкости влечений, эмоциональных переживаний и невротических реакций в случаях, когда их повод остается неосознанным для субъекта. Например, можно согласиться с предположением о том, что чрезвычайная стойкость влечения у определенных людей к алкоголю поддерживается условно-рефлекторным механизмом, а именно действием на алкогольную доминанту неосознаваемых условных стимулов, формирующих и поддерживающих ее, а также создающих физиологическую основу «психической зависимости» от алкоголя [Свергун, Генкина, 1991].

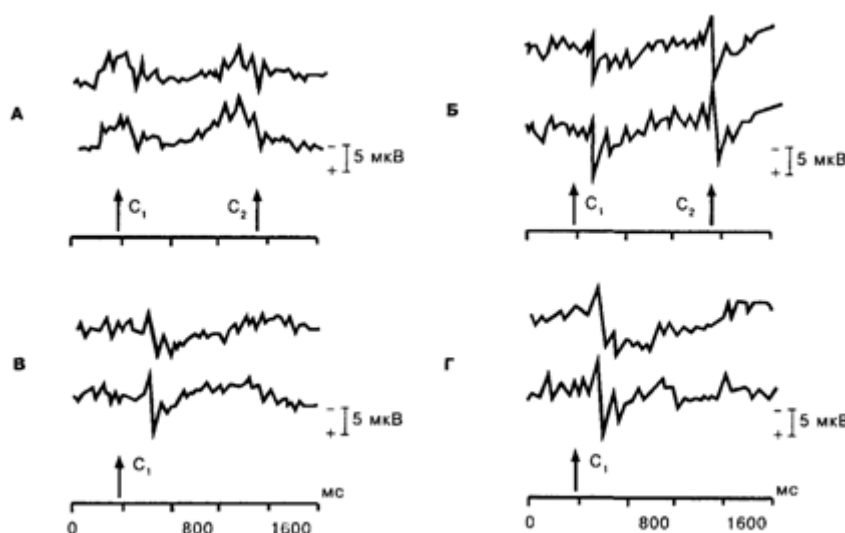


Рис. 12.1. Вызванные потенциалы (схематизированы) на осознаваемые зрительные стимулы, действующие в паре, и на первый стимул, предъявляемый изолированно на следующий день после формирования ассоциации

А – потенциалы на стимул C1 – световая полоска с наклоном 20°, C2 – нейтральное слово «трава»; Б– потенциалы на стимул C1 – световая полоска с наклоном 50°, C2 – эмоциональное слово «арест»; В– потенциалы на изолированное предъявление C2 (20°) в следующем опыте после формирования ассоциации полоски со словом «трава»; Г – потенциалы на изолированное предъявление световой полоски 50° в следующем опыте после формирования ассоциации полоски с эмоциональным словом «арест». В каждом кадре верхняя кривая – вертекс; нижняя – зрительная область. Отклонение луча вверх – негативность. Стрелка – момент предъявления стимула

Вряд ли можно думать, что все временные связи или ассоциации, образующиеся на неосознаваемом уровне, так прочны и с таким трудом угашаются, как это наблюдалось в

экспериментах с эмоционально значимыми словами. Была сделана попытка выработать у здорового человека временную связь без участия доминирующей эмоции или мотивации [Костандов, 1994]. Испытуемому последовательно предъявлялись два зрительных стимула с паузой между ними в 1 с. В качестве предупреждающих стимулов использовали изображения на экране световых полосок с разным углом наклона, а пусковых стимулов – двигательной реакции выбора, нажатия или ненажатия на кнопку (согласно предварительной инструкции) – единичные буквы на том же экране. В основных вариантах эксперимента положение стрелки на экране сигнализировало о характере пускового стимула, что предоставляло возможность условно-рефлекторной активации процесса принятия решения о выборе положительной или тормозной произвольной реакции. В течение одного опыта наблюдалось постепенное сокращение времени реакции по мере повторения проб как в варианте опытов, когда изменение пространственного положения световой полоски, сигнализирующее о характере пускового стимула, не осознавалось испытуемым, так и в опытах, когда это осознавалось. Вместе с тем имелась существенная разница в характере сохранения в памяти обучения, зависящая от осознаваемости предупреждающего сигнала. В случаях когда изменения пространственного положения предупреждающего стимула не осознаются испытуемым (хотя и происходит обучение, но оно весьма нестойкое), его эффект не сохраняется до следующего дня. Каждый раз обучение у этих испытуемых осуществляется как бы заново, с тех же величин времени реакции, что и в первый день исследования. Иными словами, временные связи, выработанные с помощью неосознаваемых сигналов (без участия эмоциональной или мотивационной доминанты), сохраняются только в краткосрочной памяти. Они не переходят в долгосрочную память, как это происходит при осознании сигнального признака предупреждающего стимула. Следовательно, без осознания стимула и достаточно сильно выраженного мотивационного или эмоционального возбуждения у человека возможно формирование временной связи, однако она непрочна и не фиксируется в долгосрочной памяти. Очевидно следует согласиться с тем, что наличие у субъекта доминирующих эмоциональных переживаний или мотивации является необходимым условием сохранения в долгосрочной памяти ассоциаций, сформировавшихся на неосознаваемом уровне. Именно в этих случаях, как писал А.А. Ухтомский [1962], следы прошлого могут оставаться годами под уровнем сознания и, тем не менее, влиять на творчество и поведение человека в качестве подлинных физиологических мотивов.

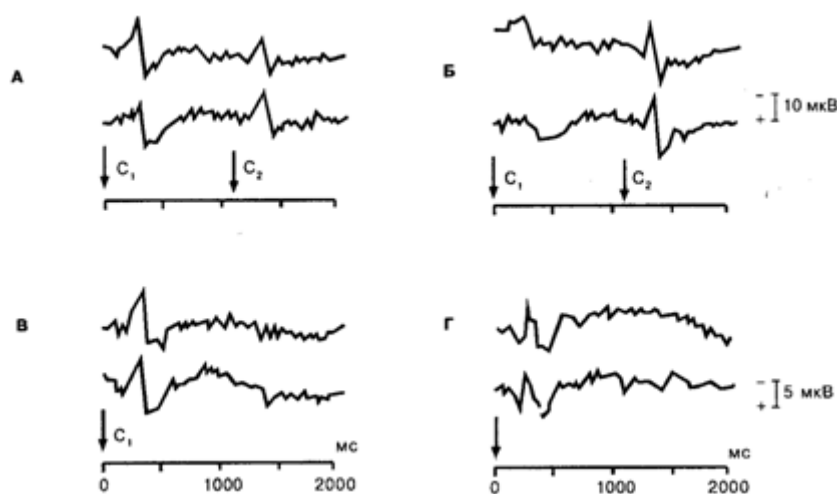


Рис.12.2. Вызванные потенциалы (схематизированы) на зрительные невербальные стимулы, сочетаемые с неосознаваемым нейтральным или эмоциональным словом

А – потенциалы на стимул С1 – световая полоска горизонтальная (0°); С2 – нейтральное слово «травя»; Б – потенциалы на стимул С1 – световая полоска с наклоном 45° ; С2 – эмоциональное слово «арест»; В и Г – потенциалы на световые полоски, сочетаемые в предыдущем эксперименте соответственно с нейтральным и эмоциональным неосознаваемым словом. Остальные обозначения те же, что и на рис. 12.1

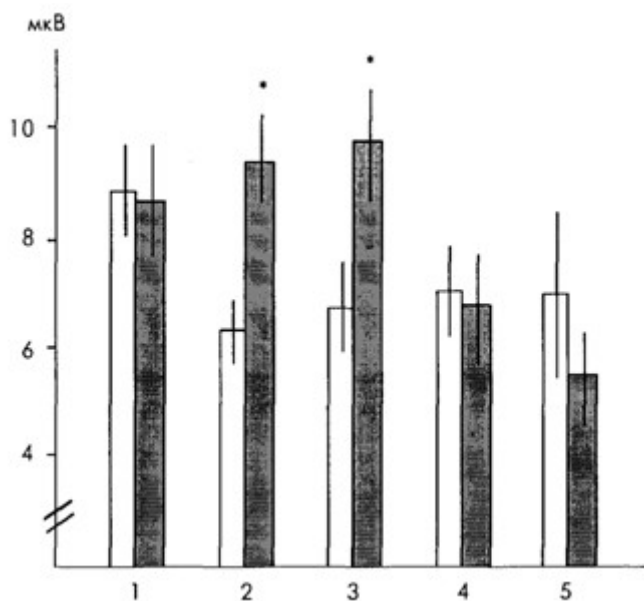


Рис. 12.3. Динамика угашения временной связи, выработанной с помощью осознаваемого «подкрепляющего» слова у больных хроническим алкоголизмом

На оси ординат – амплитуда Р300 на условный стимул (изображение полоски на экране); на оси абсцисс: светлые столбики – в пробах с сочетанием с нейтральным словом, заштрихованные – в пробах с сочетанием с эмоционально значимым словом «водка». 1 – до сочетания; 2 – при сочетании; 3, 4, 5 – дни опытов с угашением, т.е. на изолированное предъявление условного стимула. – $p < 0,01$ (по Стьюденту).

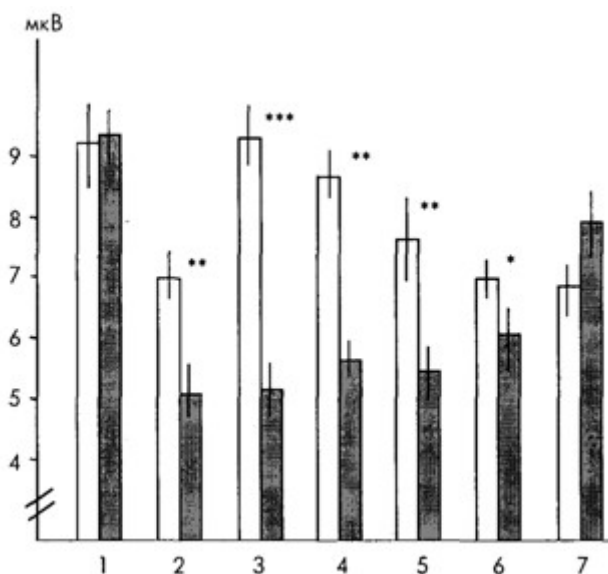


Рис. 12.4. Динамика угашения временной связи, выработанной с помощью неосознаваемого «подкрепляющего» слова

Цифры 3–7 на оси абсцисс – 1–5 дни угашения. * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$;

*** - $p < 0,001$ (по Стьюденту). Остальные обозначения те же, что и на рис.12.3

Можно представить логическую схему, по которой осуществляется неосознаваемое восприятие, изменяется корковая активность под влиянием неосознаваемых эмоционально значимых стимулов и с их помощью формируется стойкая ассоциация. В случаях переживания длительных и сильных отрицательных эмоций наибольшие пластические изменения происходят в нервных кругах, связанных с эмоциональным поведением, в частности в структурах лимбической системы [Beritashvili, 1971]. В результате формируется состояние, которое можно отнести к понятию доминанты, так как оно характеризуется высоким уровнем возбудимости мозговых структур. В этих случаях даже при очень слабой афферентной импульсации, например как в описанных экспериментах с кратковременным предъявлением на экране эмоционально или мотивационно значимого неосознаваемого слова, возможна активация системы временных связей между неокортексом и лимбической системой, которые составляют важное звено доминанты, сформировавшейся в результате конфликтной жизненной ситуации. По подобному механизму могут развиваться безотчетные эмоции, когда их повод не осознается. Можно думать, что в этих случаях эмоциональные состояния и реакции развиваются на основе условно-рефлекторной эмоциональной памяти без участия специфически человеческой словесно-логической памяти. Очевидно, оправдано выделение особой формы памяти – эмоциональной, когда определенное эмоциональное состояние воспроизводится без отображения стимулов в образах или словесных символах. Это воспроизведение эмоционального состояния, согласно концепции И.С. Бериташвили [Beritashvili, 1971], осуществляется и регистрируется с помощью условно-рефлекторного механизма нервными импульсами из неокортекса, но сама эмоциональная память обеспечивается соответствующими пластическими изменениями в структурах лимбической системы, которые составляют интегративный нервный механизм эмоционального поведения.

О ключевой роли лимбической системы в образовании временных связей с участием неосознаваемых эмоционально значимых стимулов говорят данные опытов с использованием транквилизаторов. Изучалось действие диазепама (10 мг, внутримышечно) на выработку и воспроизведение временной связи с помощью эмоционально значимого словесного стимула, используемого в качестве подкрепления. В пробах, где диазепамом подавляется эмоциональная активация подкрепляющего стимула, независимо от того, осознается он или нет, не наблюдается условно-рефлекторных изменений коркового вызванного ответа на первый в сочетаемой паре стимул, т.е. не формируются временные связи. Существенное различие в эффекте транквилизатора выявляется тогда, когда он вводится испытуемым, у которых уже до того была сформирована временная связь. Диазепам на период своего действия полностью подавляет условную реакцию, выработанную на осознаваемом уровне, однако не угнетает ее, если она была сформирована с помощью неосознаваемого слова. Этот факт дает основание думать о различиях в структуре временных связей, образуемых с помощью осознаваемых и неосознаваемых эмоционально значимых стимулов.

Работы с выработкой временных связей с помощью эмоционально значимых слов показывают, что изменения корковой активности у человека, наступающие в ответ на действие условного стимула, в значительной мере определяются свойствами подкрепляющего стимула, в частности его неосознаваемостью. Изменения корковых реакций на условный стимул, связанные с эмоциональной значимостью и неосознаваемостью подкрепляющего стимула, могут произойти только после корковой обработки семантических свойств последнего. Только после этого через обратные

временные связи, вовлекающие лимбические структуры и системы восходящих неспецифических проекций таламуса и ствола мозга, осуществляется определяющая роль неосознаваемого слова в характере коркового ответа на условный стимул, ассоциируемый с этим словом.

5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АССИМЕТРИЯ ПОЛУШАРИЙ И БЕССОЗНАТЕЛЬНОЕ

Классические работы Р. Сперри и его коллег на людях с «расщепленным мозгом» [Gazzaniga, LeDoux, 1978] открыли пути для нейропсихологического экспериментального исследования функциональной асимметрии полушарий головного мозга у человека. Операция «расщепленного мозга» заключается в перерезке всех прямых связей между полушариями головного мозга по медицинским показаниям с целью прекращения частых и тяжелых судорожных припадков. В результате подобной операции у человека появляются как бы два изолированно функционирующих мозга (когда информация из внешнего мира, поступающая в одно полушарие, не передается в другое). Все, что воспринимает одно полушарие, остается неизвестным для другого. Это показано в ряде простых и оригинальных опытов.

Зрительные импульсы, возникающие в сетчатке от объекта, находящегося, например, в правом поле зрения, поступают в левое полушарие, а из левого поля зрения – в правое полушарие. Восходящие волокна кожной чувствительности и нисходящие двигательные волокна также почти целиком перекрещиваются. Эти анатомические особенности проводящих путей позволяют изучать у больных с разобщенными полушариями роль правого и левого полушарий в функции осознания явлений окружающей действительности. Если изображение какого-либо предмета кратковременно предъявлять в левом поле зрения, т.е. направить зрительную информацию только в правое полушарие, то испытуемый с разобщенными полушариями путем ощупывания левой рукой (без зрительного контроля!) предметов, лежащих на столе, может выбрать один из них, который соответствует изображенному в левой части экрана. Однако назвать его или объяснить, почему выбран именно данный предмет, он не в состоянии. Более того, такой испытуемый нередко заявляет, что ничего не видел, или же произносит наугад какое-либо слово, никак не связанное с отобраным предметом. Если также изолированно подавать словесную зрительную информацию (например, отдельные слова «ключ», «расческа» или «кольцо») в правое полушарие, то человек с разобщенными полушариями не сможет назвать их, но сможет ощупью отобрать левой рукой соответствующие предметы, которые эти слова обозначают. На вопрос, что именно испытуемый выбрал, он, как правило, говорит, что не знает, или дает неверный ответ, хотя выбор был сделан правильно.

Следовательно, если зрительная информация поступает только в правое полушарие, а у лиц с «расщепленным мозгом» связь между полушариями отсутствует, то не происходит осознания стимула и правильной его словесной оценки. Для этого необходимо, чтобы сенсорная информация поступила в левое полушарие. При изолированном зрительном раздражении правого полушария у таких лиц возникает образ объекта, который может «иррадиировать» в гаптическую сферу: испытуемые ощупью отбирают соответствующий предмет, т.е. они делают это на основе его кинестетического образа. Однако они не могут назвать его устно или письменно или объяснить, почему они выбрали данный предмет, т.е. они не осознают его.

Исследования лиц с «разобщенными полушариями» показывают, что «немое» правое полушарие воспринимает зрительную и слуховую речь, т.е. понимает ее, хотя и в

ограниченных пределах. Но, видимо, этого недостаточно для осознания ее, т.е. вербализации – воспроизведения в устном или письменном виде или в форме внутренней речи. Следовательно, для вербализации и осознания внешнего стимула, несловесного или словесного, существенно необходимо, чтобы сенсорная импульсация поступила в левое полушарие, которое у взрослого человека четко латерализовано относительно моторной функции речи. Отсутствие в правом полушарии представительства моторной речи, а следовательно, связей между воспринимающими и моторными звеньями речевой системы, определяет невозможность вербализации и осознания внешнего сигнала, если информация у человека с «разобщенными полушариями» поступает только в правое полушарие. Многочисленные исследования Р. Сперри и его коллег, проведенные на больных с «расщепленным мозгом», убеждают в правильности гипотезы, согласно которой в структурно-функциональной системе, обеспечивающей осознание внешнего явления, решающим является активация связей воспринимающих корковых участков с двигательной речевой областью, которая расположена в левом полушарии [Костандов, 1983, 1994].

Множество фактов, полученных в опытах группы Р. Сперри, показывают, что правое полушарие способно осуществлять сложную когнитивную деятельность, вплоть до анализа отдельных слов, но на неосознаваемом уровне. При этом правое полушарие сравнивают с компьютером, осуществляющим сложные акты различения, опознания и обучения, но полностью лишенного сознательного опыта.

Мы не думаем, что психические реакции на неосознаваемые внешние стимулы осуществляются целиком правым полушарием. К такому заключению мы пришли на основании сопоставления вызванной корковой активности левого и правого полушарий на неосознаваемые нейтральные и эмоционально значимые слова. Однако существует и другая точка зрения, согласно которой бессознательные психические явления целиком связываются с деятельностью правого полушария. Для ее подтверждения приводится, например, такой опыт: молодой девушке с «расщепленным мозгом» среди серии геометрических фигур в правое полушарие было подано изображение обнаженного тела. Девушка при этом вспыхнула и стала хихикать. На вопрос экспериментатора, что она видела, испытуемая ответила: «Ничего, только вспышку света», – и захихикала снова. – «Почему же ты смеешься?» – спросил экспериментатор. – «О, доктор Сперри, у вас какая-то машина», – ответила испытуемая. Если не знать ее неврологической истории, то, без сомнения, этот эпизод можно было бы рассматривать как явный пример психологической защиты, т.е. подавления восприятия конфликтного сексуального материала. Некоторые аспекты в деятельности правого полушария совпадают со способом познания, который назвали первичным процессом, той формой мышления, которую З. Фрейд относил к системе бессознательного (Galín, 1977). Таких аспектов несколько: а) в правом полушарии представлено в основном невербальное образное мышление; б) правое полушарие работает по нелинейному принципу образования ассоциаций, оно «схватывает» внешнюю среду как целое, по восприятию какой-либо отдельной ее части; в) правое полушарие меньше, чем левое, вовлечено в восприятие времени и оценку последовательности событий; г) правое полушарие анализирует отдельные слова и даже может их «произносить», но оно не в состоянии организовать их в предложения; это похоже на речевую деятельность во время сна или на «оговорки», описанные З. Фрейдом [1989].

На основании этих доводов проводится прямая параллель между функционированием изолированного правого полушария у лиц с «расщепленным мозгом» и бессознательными психическими процессами. Такое полушарие в состоянии осуществлять «безотчетное» эмоциональное поведение, в ряде случаев не согласующееся с мотивацией, которая исходит из левого полушария. У здорового человека с интактным мозгом психические

явления в правом полушарии могут функционально изолироваться от левого полушария путем селективного торможения передачи нервных импульсов через мозолистое тело и другие комиссуры головного мозга. Они могут существовать в правом полушарии сами по себе. По мнению автора гипотезы [Galín, 1977], она предлагает нейрофизиологический механизм феномена «вытеснения» и определяет структуру для бессознательных психических явлений.

Точка зрения об исключительной роли правого полушария в функциях бессознательного, сформировавшаяся на основе исследований лиц с мозговой патологией, может быть отнесена к психической деятельности здорового человека с одной существенной оговоркой – следует говорить не об исключительной, а о преимущественной роли правого полушария. Это мнение основано на данных анализа вызванной корковой активности левого и правого полушарий на неосознаваемые нейтральные и эмоционально значимые слова. На неосознаваемые эмоциональные слова амплитуда поздней положительной волны P300 (затылочная, теменно-височная области и вертекс) диффузно увеличивается, но межполушарные отношения существенно не меняются, они остаются такими же, как при восприятии нейтральных слов. Эти данные говорят о том, что и левое полушарие участвует в обработке неосознаваемой семантической информации. Но преимущественная роль правого полушария проявляется после действия неосознаваемого эмоционального словесного стимула. После его предъявления (тестирование проводилось через 3–10 с) вызванный потенциал на нейтральные стимулы явно ярче выражен в правом полушарии, а не в левом, как это наблюдается на те же стимулы, но предъявляемые на «спокойном» фоне, т.е. после нейтрального слова. Интересно, что данный эффект не наблюдается в пробах, где это слово осознается. Это говорит о том, что последствие эмоционально значимых слов на межполушарные отношения обусловлено их осознаваемостью или неосознаваемостью. Четкая функциональная асимметрия говорит о латерализации в корковой организации «безотчетных» отрицательных эмоций и о преимущественной роли правого полушария в этой бессознательной психической функции.

Другой аспект проблемы – межполушарные функциональные отношения, которые устанавливаются непосредственно в процессе восприятия неосознаваемых стимулов. По всей вероятности, процесс восприятия и на неосознаваемом уровне, как и на сознательном, осуществляется при тесном взаимодействии обоих полушарий, каждое из которых вносит свой вклад в целостную функцию.

6. ОБРАТНЫЕ ВРЕМЕННЫЕ СВЯЗИ И БЕССОЗНАТЕЛЬНОЕ

6.1. Роль обратных временных связей в нервном механизме «психологической защиты»

Одна из форм психологической защиты выражается в повышении порога осознания эмоционально неприятных для субъекта явлений внешней среды, которое охраняет его сознание от психологически вредоносных раздражителей, но не освобождает организм от их действия на неосознаваемом уровне. Так как подпороговый эффект неосознаваемых стимулов (в частности, словесных) проявляется только в случаях повышения порогов их осознания, физиологическое изучение «психологической защиты» связано непосредственно с проблемой бессознательного в психике человека. Согласно одной из гипотез [Костандов, 1983], в случаях длительных и сильных переживаний отрицательных эмоций наибольшие функциональные изменения происходят в структурах, непосредственно связанных с эмоциональным поведением. В частности, происходит

понижение порога активации структур лимбической системы, участвующих в организации данной эмоции. Именно поэтому физически очень слабые, но эмоционально значимые слова кортикофугальным путем возбуждают структуры лимбической системы, а последние по механизму обратной связи оказывают влияние на неокортекс (в основном тормозного характера). Эти восходящие неспецифические тормозные влияния на неокортекс со стороны лимбической системы, как предполагается, лежат в основе повышения порога восприятия эмоциональных стимулов, т.е. явления психологической защиты.

Эта гипотеза получила определенное экспериментальное подтверждение при регистрации вызванных корковых потенциалов на несловесные зрительные стимулы, последовательно сочетаемые с экспозицией на экране нейтральных и эмоционально значимых слов. В пробах, в которых вторым в паре стимулом было неосознаваемое эмоциональное слово, вызванный ответ Р300 на условный стимул значительно угнетался, причем явно сильнее в левом полушарии и не только в затылочной области, но, что особенно интересно, в левой задней ассоциативной зоне (рис. 12.5). Эта подобласть, расположенная на стыке затылочной, височной и теменной областей, имеет прямое отношение к обработке зрительной речевой информации. Ее мощные структурные и функциональные связи с двигательной речевой зоной Брока в левой лобной области играют ключевую роль в вербализации зрительных стимулов, а следовательно, в их осознании. Можно думать, что существенное угнетение корковых ответов в ассоциативных областях левого полушария на стимулы, ассоциируемые с неосознаваемым словом, которые сигнализируют об отрицательном эмоциональном переживании, имеет прямое отношение к нервным механизмам развития феномена психологической защиты.

Как известно, при образовании ассоциации между каким-либо нейтральным стимулом и эмоционально значимым сигналом одновременно образуются прямые и обратные связи. При этом, если второй эмоциональный подкрепляющий стимул не осознается, то обратная связь имеет преимущественно тормозный характер, что, в частности, в ранее описанном эксперименте выразилось в угнетении коркового вызванного ответа на условный стимул. По-видимому, в образовавшейся ассоциации участвует значительно меньшее количество корковых нейронов, чем в случаях, когда подкрепляющий раздражитель осознается. Угнетение большого количества корковых нейронов в ответ на условный стимул приводит к тому, что образовавшаяся ассоциация не осознается, так как при этом не возбуждаются связи между воспринимающими и двигательными речевыми структурами в левом полушарии.

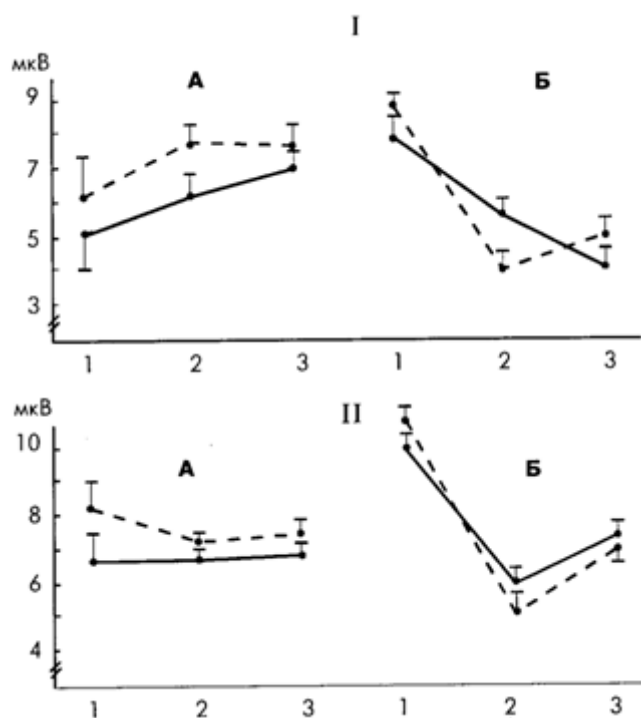


Рис. 12.5. Амплитуда волны Р300 в левом и правом полушариях на условные стимулы, сочетаемые с осознаваемыми и неосознаваемыми словами

А – при сочетании с осознаваемыми словами; Б–с неосознаваемыми словами. На оси ординат – амплитуда в мкВ; на оси абсцисс – 1 до сочетания, 2 – сочетание; 3 – угашение. Сплошная линия – правое полушарие; пунктирная – левое полушарие. / – затылочная область; // – височно-затылочная подобласть

Следует помнить, что психологическая защита – весьма сложное психическое явление и, вероятно, факт угнетения корковых реакций на сигналы, ассоциируемые с неосознаваемыми эмоциональными стимулами, является только частью ее нервного механизма. Очевидно, физиологическая основа этого явления гораздо сложнее, но, несомненно, обратные тормозные временные связи имеют весьма существенное значение в его развитии.

6.2. Значение неосознаваемых стимулов обратной связи в когнитивной деятельности

О влиянии неосознаваемых стимулов на когнитивные функции писали многие исследователи [Костандов, 1983; Velmans, 1991], хотя не всегда описывались однозначные результаты. Этот эффект достоверно вызывался в тех случаях, когда стимулы были эмоционально значимы для субъекта и он был высоко мотивирован. Наибольший эффект неосознаваемых стимулов наблюдался при совпадении этих двух факторов. Одним из механизмов, с помощью которого неосознаваемые явления влияют на когнитивную деятельность человека, являются обратные временные связи, формирующиеся в процессе научения. Наряду с описанной в предыдущем параграфе их роли в изменениях корковой активности и межполушарных функциональных отношениях, имеются данные о влиянии неосознаваемых «подкрепляющих» стимулов на процесс научения при решении когнитивной задачи.

Испытуемые обучались различать короткие паузы между двумя полосками, последовательно предъявляемыми в левом или правом поле зрения. В качестве отрицательного подкрепления (при ошибочном различении) использовали неосознаваемое эмоциональное слово, связанное с трудной жизненной ситуацией конкретного испытуемого. Положительным подкреплением было также неосознаваемое слово «хорошо». Оба стимула обратной связи предъявлялись на экране. В контрольных опытах слова заменялись горизонтальной полоской, которая предъявлялась независимо от правильности решения когнитивной задачи.

Была выявлена значительная разница в решении задачи различения микроинтервалов времени между группой испытуемых, в которой использовались в качестве стимулов обратной связи неосознаваемые слова, и контрольной группой. Эта разница заключалась в количестве правильных различений и во времени решения задачи: правильных различений было больше, а время реакции было короче в основной группе, которой предъявлялись в качестве стимулов обратной связи неосознаваемые семантические раздражители. При этом наблюдалась явная полушарная асимметрия: количество правильных решений задачи явно увеличивалось при подаче стимулов в левое поле зрения, т.е. при поступлении зрительной информации в правое полушарие, и в этих же пробах сильнее сокращалось время реакции. Факт асимметричного действия неосознаваемых стимулов обратной связи на полушария головного мозга еще раз подтверждает гипотезу о преимущественном участии правого полушария в неосознаваемой психической деятельности. По-видимому, правое полушарие больше, чем левое, чувствительно к корригирующим влияниям неосознаваемых «подкрепляющих» раздражителей в процессе обучения когнитивной деятельности.

Данные о более ярко выраженном влиянии неосознаваемых стимулов обратной связи на правое полушарие приобретают особый интерес при их сопоставлении с результатами опытов, в которых обучение той же когнитивной деятельности различения микроинтервалов времени проводилось с помощью осознаваемых словесных стимулов обратной связи. В этих случаях правое полушарие в значительно меньшей степени, чем левое, оказалось подверженным корригирующему влиянию осознаваемых стимулов. В отношении последних оно менее «открыто», чем левое полушарие.

Можно думать, что и в отношении корковой обработки осознаваемой и неосознаваемой информации каждое полушарие работает как самостоятельный «информационный канал». Наличие двух анализирующих систем существенно увеличивает возможности головного мозга человека воспринимать и обрабатывать информацию как на осознаваемом, так и неосознаваемом уровне. При этом выявляется функциональное преимущество левого полушария в ассоциативной, вербальной, логической и сознательной деятельности.

Правое полушарие является холистическим, схватывающим действительность целостно и воспроизводящим ее в образах, в эмоциональных состояниях даже по какому-либо частичному признаку внешнего мира, который может и не доходить до уровня сознания.

Специализация левого полушария в отношении речи, тесным образом связанная с совершенствованием способности его к дискретному, тонкому анализу последовательно действующих звуковых и зрительных раздражителей, происходила у человека, наряду со специализацией правого полушария к обработке информации на неосознаваемом уровне, без участия словесно-логической рациональной составляющей психической деятельности человека.

Следует еще раз подчеркнуть, что эта специализация полушарий головного мозга человека имеет в основном количественный, а не качественный характер, поэтому правильнее говорить лишь о преимуществе левого и правого полушарий в отношении определенной психической функции, осознаваемой или неосознаваемой.

7. РОЛЬ БЕССОЗНАТЕЛЬНОГО ПРИ НЕКОТОРЫХ ФОРМАХ ПАТОЛОГИИ

Формированием условного рефлекса на неосознаваемые внешние стимулы объясняется нервный механизм пространственной ориентации слепых людей [Бериташвили, 1969]. Существенная роль звуковых раздражений для ощущения препятствий слепыми людьми была показана так: если слепой человек слышит в наушниках звук, заглушающий все остальные звуки, то он в значительной мере теряет способность обходить препятствия, и начинает наталкиваться на них. Тот же результат дает затыкание ушей мокрой ватой. Однако опрошенные слепые люди утверждают, что они не слышат звуков, возникающих при приближении к какому-либо предмету. Чаще всего при этом, по их словам, они чувствуют нечто вроде затенения или покрытия чем-то легким своего лица, легкое прикосновение, давление, охлаждение в области лица, в особенности лба. Эти ощущения вызываются раздражением кожных рецепторов лица сдвигами кожи вследствие условно-рефлекторного сокращения мышц лица, реагирующих на неосознаваемые звуковые раздражения, которые возникают от шумовых волн, отражаемых предметами. Эти неосознаваемые очень слабые звуки становятся условным сигналом для сокращения кожных мышц лба. Обычно при каждом столкновении с препятствием слепой человек испытывает боль в области лица, особенно лба и носа. При этом происходит сокращение мышц лица, шеи и предплечья, посредством которых голова отстраняется от препятствия. После одного или нескольких столкновений с препятствием образуется временная связь между неощущаемым раздражением слухового органа, которое происходит при приближении к препятствию со сплошной поверхностью, и сокращениями мышц лица и шеи.

Пример с ориентацией слепых людей в пространстве показывает, как при патологических состояниях центральной нервной системы значительно увеличивается количество стимулов внешней среды, которые не осознаются человеком, но вызывают у него различные вегетативные, биоэлектрические, двигательные реакции. Последние могут играть важную компенсаторную роль, как это происходит у слепых. В других случаях (например, у больных с последствиями травмы головного мозга или у эмоционально возбудимых личностей) реакции на неосознаваемые внешние стимулы могут составить нейрофизиологическую основу развития так называемых «безотчетных эмоций», формирующихся нередко в своеобразный дисфорический синдром, когда повод для напряженного, тоскливого, иногда злобного настроения неясен самому субъекту. Безотчетные эмоции, вызываемые неосознаваемыми явлениями внешней среды, — довольно обычное явление при многих невротических состояниях и нервно-психических заболеваниях.

Давние наблюдения психиатров относительно стойкости влечений, эмоциональных переживаний, невротических реакций в случаях, когда их повод остается для субъекта неосознаваемым, дало основание З. Фрейду сформировать положение о консерватизме подсознания. Уже приводился пример подобного консерватизма, составляющего основу так называемой психической зависимости от алкоголя, когда патологическое влечение к алкоголю поддерживается условно-рефлекторным механизмом, а именно действием

неосознаваемых условных стимулов на сформировавшуюся в результате длительного злоупотребления спиртным алкогольную доминанту.

В процессе лечения больных с эмоциональными расстройствами или страдающих хроническим алкоголизмом клиницисту необходимо учитывать установленный в психофизиологических исследованиях факт: транквилизаторы существенно подавляют эмоциональные реакции и влечения, сформировавшиеся ранее при действии осознаваемых эмоциональных раздражителей и в меньшей мере или вовсе не действуют на ассоциации, образовавшиеся на неосознаваемом уровне. Это обстоятельство дало основание сделать важное в практическом отношении заключение о том, что, несмотря на большие успехи нейрофармакологии, при лечении людей, страдающих эмоциональными расстройствами невротического характера или разными формами патологии влечения существенно необходима психотерапия, непременно учитывающая скрытые от сознания субъекта психологические факторы.

* * *

В психофизиологии проблема бессознательного, или неосознаваемого, сводится в основном к попыткам выявить количественные и качественные различия в реакциях центральной нервной системы человека на внешние раздражения при наличии достоверно установленных индикаторов их осознания или при их отсутствии. Разница между минимальными величинами осознаваемого и неосознаваемого сенсорного раздражения составляет область или сферу неосознаваемого, в пределах которой внешний сигнал может вызывать вегетативные, биоэлектрические реакции или влиять на поведенческие и психические функции человека.

Современный уровень нейрофизиологических знаний, а также существующие и все увеличивающиеся методические возможности объективного экспериментального изучения когнитивных функций человека позволяют надеяться на успехи в познании нейрофизиологической основы ряда бессознательных психических явлений. Уже полученные результаты, представленные в данной главе, не оставляют сомнений в том, что бессознательные психические явления, до настоящего времени нередко являющиеся объектом мистических спекуляций и получающие иррациональное или логическое толкование, могут быть изучены при помощи обычных научных психофизиологических методов и объяснены с детерминистических, естественнонаучных позиций.

Особенно большое значение для понимания нервных механизмов бессознательных психических явлений и поиска путей их экспериментального исследования имели нейропсихологические работы на людях с «расщепленным мозгом», в частности обнаружение способности правого полушария осуществлять семантический анализ; правое полушарие воспринимает слово и адекватно реагирует на него, но при этом субъект не осознает ни его, ни связи реакции с ним.

Другим принципиальным достижением в психофизиологии бессознательного было получение доказательства того, что на неосознаваемом уровне могут формироваться временные связи, ассоциации как возбуждающего, так и тормозного характера, как прямые, так и обратные. Эти достижения позволили предложить гипотезу о психофизиологических механизмах таких бессознательных психических явлений, как «безотчетные» эмоции и психологическая защита. В настоящее время психофизиология сознания (см. гл. 11) и бессознательного делает только первые шаги, и она пока может объяснить лишь очень небольшую часть этих весьма сложных психических явлений. Но опыт показывает, что анализ этой проблемы с естественнонаучных позиций изучения

высших мозговых функций – наиболее верный путь познания нейрофизиологической основы бессознательного.

Глава 13 СОН И СНОВИДЕНИЯ

1. АКТИВНОЕ НАСТУПЛЕНИЕ СНА ИЛИ ЛИШЕНИЕ БОДРСТВОВАНИЯ?

Уже в самых ранних исследованиях механизмов сна четко намечаются две основные точки зрения на эту проблему. Первая – сон возникает в результате активного процесса, возбуждения определенных структур («центров сна»), которое вызывает общее снижение функций организма (активные теории сна). Вторая – это пассивные теории сна, или теории деафферентации, согласно которым сон наступает пассивно в результате прекращения действия каких-то факторов, необходимых для поддержания бодрствования. Различия между этими направлениями удачно определил Н. Клейтман, писавший, что «заснуть» и «не суметь остаться бодрствующим», – это не одно и то же, так как первое предполагает активное действие, а второе – пассивное устранение активного состояния.

В первых неврогенных теориях сна, возникших в конце прошлого и начале нынешнего столетия в результате клинических наблюдений после эпидемии летаргического энцефалита, отражаются эти две противоположные тенденции. Так, Л. Маутнер пришел к выводу, что причиной наступления сна при этом заболевании была опухоль в области среднего мозга, вызывавшая сдавление афферентных путей и прекращение потока сенсорных импульсов в высшие отделы мозга. Фон Экономо же считал, что сон наступает в результате торможения таламуса и коры больших полушарий «центром сна». Исходя из противоположного характера ведущих симптомов заболевания (сонливости или бессонницы) он полагал, что центр сна состоит, по крайней мере, из двух частей – каудальной части, являющейся как бы центром бодрствования, и ростральной, действующей как центр сна.

Первыми экспериментальными исследованиями, свидетельствующими о существовании центра сна, явились работы В. Гесса. Показав, что слабое электрическое раздражение четко ограниченной области промежуточного мозга у подопытных кошек вызывало сон со всеми подготовительными фазами (потягивание кошки, умывание, принятие характерной позы), В. Гесс высказал предположение, что существует центр, возбуждение которого обеспечивает наступление естественного сна. В дальнейшем опыты В. Гесса были подтверждены многочисленными исследователями, которые вызывали наступление сна у подопытных животных при помощи электрического и химического раздражения гипоталамуса и прилежащих структур, и теория о центре сна получила значительное признание.

Однако против подобного локализационистского объяснения механизма возникновения сна решительно выступал И.П. Павлов. Он рассматривал сон как результат торможения коры больших полушарий; при этом его теория сна не исключала участия и подкорковых структур в возникновении сна. В качестве основных этапов в дальнейшем развитии «пассивных» теорий можно отметить работы Н. Клейтмана, который пришел к выводу о том, что сон – это «легко обратимая пассивность высших функциональных центров коры», которая наступает в результате уменьшения потока афферентной импульсации. Эксперименты Ф. Бремера с поперечными перерезками на разных уровнях ствола мозга кошки, показавшие, что межколликкулярная перерезка приводит к картине сна на ЭЭГ

(спящий «*cerveau isole*»), тогда как перерезка на границе головного и спинного мозга не изменяет картину бодрствования на ЭЭГ (бодрствующий «*encephale isole*»), подтверждали представление о сне как результате деафферентации коры больших полушарий. В результате опытов с разрушением различных областей промежуточного мозга у обезьян, приводивших к наступлению сна, С. Рэнсон пришел к выводу о том, что гипоталамус является центром «интеграции эмоционального выражения» и сон наступает в результате периодического снижения активности этого центра бодрствования.

Открытие Дж. Моруцци и Х. Мэгуном в 1949 г. восходящего активирующего влияния неспецифической ретикулярной системы (ВРАС) значительно усилило позиции пассивных теорий сна. Поддержание бодрствующего состояния объяснялось теперь тоническим влиянием ВРАС. Дальнейшие исследования привели к открытию и других активирующих систем – диффузной и специфической таламической систем и активирующих структур заднего гипоталамуса (см. гл. 8).

Впоследствии в целом ряде работ было показано, что раздражение ретикулярных структур ствола мозга может вызывать не только пробуждение, но и сон. Так, низкочастотное раздражение почти всех исследуемых пунктов ретикулярной формации (область среднего мозга, моста и продолговатого мозга) у кошек вызывало наступление сна, что позволило Дж. Росси и А. Цанкетти предположить существование в стволе мозга двух антагонистических механизмов – десинхронизирующего (пробуждающего) и синхронизирующего (вызывающего сон), – поэтому сон не пассивное состояние отсутствия бодрствования, а результат активного торможения деятельности мозга. Моруцци также привел экспериментальные доказательства того, что в нижних отделах ствола мозга имеются синхронизирующие структуры, действующие как антагонисты ВРАС. К синхронизирующим структурам, раздражение которых может вызвать наступление сна у животного, позже были отнесены и хвостатое ядро, и неспецифическая таламическая система, и структуры базальной части переднего мозга, в частности, преоптическая область (подробнее см. обзоры [Вейн и др., 1971; Шевченко, 1971; Блум и др., 1988]).

Одна из попыток создания единой теории сна была предпринята П.К. Анохиным [1945, 1968]. Состояние сна он представлял как результат проявления целостной деятельности организма, строго координирующей корковые и подкорковые структуры в единую функциональную систему. В своей гипотезе П.К. Анохин исходил из того, что гипоталамические «центры сна» находятся под тоническим угнетающим влиянием со стороны коры больших полушарий. Именно поэтому при ослаблении этого влияния вследствие снижения рабочего тонуса корковых клеток («активный сон» по Павлову) гипоталамические структуры как бы «высвобождаются» и определяют всю ту сложную картину перераспределения вегетативных компонентов, которая характерна для состояния сна. При этом гипоталамические центры оказывают угнетающее влияние на восходящую активирующую систему, прекращая доступ в кору всего комплекса активирующих воздействий (и наступает «пассивный сон» по Павлову). Эти взаимодействия представляются циклическими, поэтому состояние сна может быть вызвано искусственно (или в результате патологического процесса) воздействием на любую часть этого цикла (рис. 13.1).

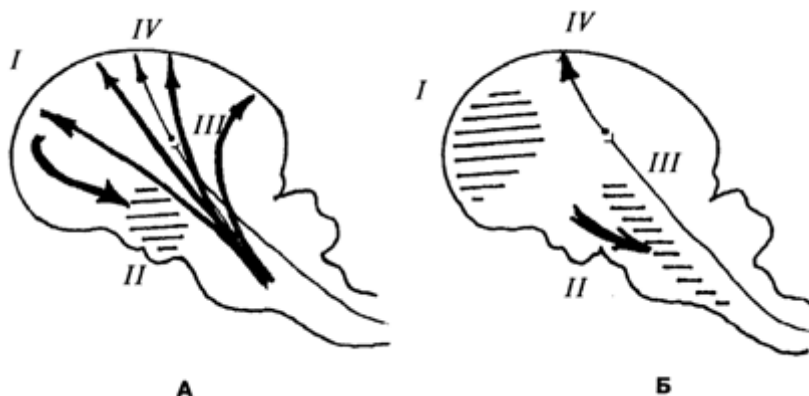


Рис. 13.1. Схема взаимодействия «центров сна» и «пробуждающих» структур при бодрствовании и наступлении сна (по П.К. Анохину)

А. Бодрствование. Кортикальные влияния (I) тормозят «центры сна» (II) и восходящие активирующие влияния ретикулярных структур (III) и возбуждения, идущие по лемнисковым путям (IV), свободно достигают коры. Б. Сон. Заторможенные отделы коры (I) перестают оказывать сдерживающие влияния на «центры сна» (II), и они блокируют восходящие активирующие влияния (III), не затрагивая возбуждений по лемнисковым путям (IV)

В качестве иллюстрации этой гипотезы рассматривается сон новорожденного – поскольку в коре еще не имеется достаточно зрелых элементов для активного нисходящего тормозного влияния на уже значительно созревшие гипоталамические структуры, основным состоянием новорожденного является состояние сна. Причиной пробуждения является голод – возбуждаемые «голодной» кровью гипоталамические структуры реципрокно затормаживают «центры сна», устраняя их угнетающее влияние на активирующие системы, и ребенок просыпается. После насыщения восстанавливаются прежние соотношения, и ребенок снова засыпает.

В настоящее время после открытия целого ряда активирующих и синхронизирующих структур мозга, а также многочисленных пептидов и нейротрансмиттеров (см. далее), участвующих в регуляции цикла «сон–бодрствование», эта схема наполняется новым содержанием.

2. ЕДИНЫЙ ПРОЦЕСС ИЛИ РАЗЛИЧНЫЕ СОСТОЯНИЯ?

В 1953 г. Е. Азеринский и Н. Клейтман открыли феномен «быстрого» сна, и тем самым – новую эру в изучении сна. Если раньше пассивные и активные теории регуляции сна рассматривали бодрствование как состояние, противоположное сну, а сон сам по себе считался единым феноменом, то теперь идея монолитного сна оказалась разрушенной и стали изучаться механизмы как медленного, так и быстрого сна. В итоге в настоящее время регуляторные процессы медленного сна связываются со структурами промежуточного мозга, а быстрого сна – главным образом со стволовыми структурами моста.

В 60–70 гг. М. Жуве, основываясь на обширных исследованиях с пересечениями и повреждениями мозга, а также фармакологических и нейроанатомических данных, предложил моноаминергическую теорию регуляции цикла «сон–бодрствование», согласно

которой медленный и быстрый сон связаны с активностью различных групп моноаминергических нейронов – в регуляцию медленного сна включены серотонинергические нейроны комплекса шва, в то время как норадренергические нейроны ответственны за наступление быстрого сна. Впоследствии было показано участие различных нейротрансмиттеров в регуляции медленного и быстрого сна. В табл. 13.1 представлены эти данные [Drucker-Colin, Merchant-Nancy, 1995].

Различие механизмов медленного и быстрого сна подтверждается также и в нейрогуморальных концепциях сна, основоположником которых является А. Пьерон. Еще в начале текущего столетия, на основании результатов своих экспериментов на собаках, у которых сон вызывался введением спинномозговой жидкости других собак, лишенных сна в течение нескольких суток, А. Пьерон предположил, что наступление сна связано с накоплением в организме определенных веществ (гипнотоксинов). Впоследствии «фактор сна» многочисленные исследователи выделяли из спинномозговой жидкости, крови и мочи различных животных, и с каждым годом увеличивался список обнаруженных в организме веществ, связанных со сном. В табл. 13.2 представлены все пептиды, изучавшиеся на предмет влияния на сон. Р. Друкер-Колин и Н. Мерчант-Нэнси [Drucker-Colin, Merchant-Nancy, 1995], суммировав полученные данные, объясняют обилие этих веществ тем, что все они действуют через посредство какого-то еще неизвестного механизма, ответственного за наступление сна, а единственного фактора сна в понимании А. Пьерона реально не существует.

Ко всем перечисленным веществам нужно добавить мелатонин, который выделяется эпифизом только ночью и также играет важную роль в поддержании сна (о механизме действия различных групп веществ на сон см. обзор [Lemoine, Allain, 1996]).

Таблица 13.1

Характер влияния нейротрансмиттеров на сон

Вещество	Относительное количество	Влияние на	
		медленный сон	быстрый сон
Серотонин	избыток	+	–
	недостаток	–	–
Норадреналин	избыток	нет	+
	недостаток	–	разнонаправл.
Ацетилхолин	избыток	–	+
	недостаток	нет	–
Дофамин	избыток	–	–
	недостаток	+	+
Гистамин	избыток	–	нет
	недостаток	+	нет
ГАМК	избыток	+	разнонаправл.

Таким образом, результаты обширных нейрофизиологических, нейрохимических и нейрогуморальных исследований свидетельствуют не только о сложности и многообразии взаимодействия различных факторов в регуляции цикла «сон–бодрствование», но и о различии механизмов медленного и быстрого сна.

Таблица 13.2

Характер влияния пептидов на сон

Вещество	Влияние на	
	медленный сон	быстрый сон
<i>Нейропептиды</i>		
Вазоактивный кишечный полипептид	нет	+
ССК-8 (холецистокининовый октапептид)	+	+
Эндорфины, энкефалины	нет	нет
Аргинин-вазотонин	+	нет
Ангиотензин	+	нет
Ренин	нет	—
DSIP (пептид, вызывающий медленный сон)	+	нет
Интерлейкин-1	+	нет
Интерферон-α2	+	нет
Мурамил-дипептид	+	нет
Субстанция Р	нет	—
Гормон роста и производные	нет	+
Фактор, высвобождающий гормон роста	+	+
Кортикотропино-подобный пептид	нет	+
Соматостатин	нет	+
α-MSH	+	нет
Инсулин	+	+
АКТГ (адренокортикотропный гормон)	—	—
<i>Другие вещества</i>		
Спинальная жидкость депривированных животных	нет	+
Простагландин D ₂	+	нет
Уридин	+	нет

3. СТАДИИ МЕДЛЕННОГО СНА И БЫСТРЫЙ СОН

Основные данные, полученные за годы многочисленных и разнообразных исследований сна, сводятся к следующему. Сон – не перерыв в деятельности мозга, это просто иное состояние. Во время сна мозг проходит через несколько различных фаз, или стадий, активности, повторяющейся с примерно полуторачасовой цикличностью. Сон состоит из двух качественно различных состояний, называемых медленным и быстрым сном. Они отличаются по суммарной электрической активности мозга (ЭЭГ), двигательной активности глаз (ЭОГ), тону мышц и многочисленным вегетативным показателям (частоте сердечных сокращений и дыхания, электрической активности кожи и т.д.; см. гл. 2).

Медленный сон подразделяется на несколько стадий, выделенных на основании изменений ЭЭГ (рис. 13.2) и отличающихся по глубине. В первой стадии исчезает основной

биоэлектрический ритм бодрствования – альфа-ритм. Он сменяется низкоамплитудными колебаниями различной частоты. Это стадия дремоты, засыпания. При этом у человека могут возникать сноподобные галлюцинации. Вторая стадия (поверхностный сон) характеризуется регулярным появлением веретенообразного ритма 14–18 колебаний в секунду («сонные» веретена). С появлением первых же веретен происходит отключение сознания; в паузы между веретенами человека легко разбудить. Третья и четвертая стадии объединяются под названием дельта-сна, потому что во время этих стадий на ЭЭГ появляются высокоамплитудные медленные волны – дельта-волны. В третьей стадии они занимают от 30 до 50% всей ЭЭГ. В четвертой стадии дельта-волны занимают более 50% всей ЭЭГ. Это наиболее глубокая стадия сна, здесь наивысший порог пробуждения, самое сильное отключение от внешнего мира. При пробуждении в этой стадии человек с трудом ориентируется, в наибольшей степени компрессирует время (недооценивает длительность предшествующего сна). Дельта-сон преобладает в первую половину ночи. При этом снижается мышечный тонус, становятся регулярными и урежаются дыхание и пульс, понижается температура тела (в среднем на $0,5^{\circ}$), отсутствуют движения глаз, может регистрироваться спонтанная кожно-гальваническая реакция.

Быстрый сон – самая последняя стадия в цикле сна. Она характеризуется быстрыми низкоамплитудными ритмами ЭЭГ, что делает ее похожей на ЭЭГ при бодрствовании. Усиливается мозговой кровоток, на фоне глубокого мышечного расслабления наблюдается мощная активация вегетатики. Помимо тонических компонентов стадии быстрого сна, выявляются фазические компоненты – быстрые движения глазных яблок при закрытых веках (БДГ, или REM – rapid eye movements), мышечные подергивания в отдельных группах мышц, резкие изменения частоты сердечных сокращений (от тахикардии к брадикардии) и дыхания (серия частых вдохов-выдохов, потом пауза), эпизодические подъемы и падения кровяного давления, эрекция полового члена у мужчин и клитора у женщин. Порог пробуждения колеблется от высокого до низкого. Именно в этой стадии возникает большая часть запоминающихся сновидений. Синонимы быстрого сна – парадоксальный (активированный характер ЭЭГ при полной мышечной атонии), REM, или БДГ-сон, ромбэнцефальный (в связи с локализацией регулирующих механизмов).

Весь ночной сон состоит из 4–5 циклов, каждый из которых начинается с первых стадий медленного и завершается быстрым сном. Каждый цикл продолжается около 90–100 мин. В двух первых циклах преобладает дельта-сон, эпизоды быстрого сна относительно коротки. В последних циклах преобладает быстрый сон, а дельта-сон резко сокращен и может отсутствовать (рис. 13.2). В отличие от многих животных, человек не просыпается после каждого цикла сна. Структура сна у здоровых людей более или менее сходна – 1-я стадия занимает 5–10% сна, 2-я – 40–50%, дельта-сон – 20–25%, быстрый сон – 17–25%

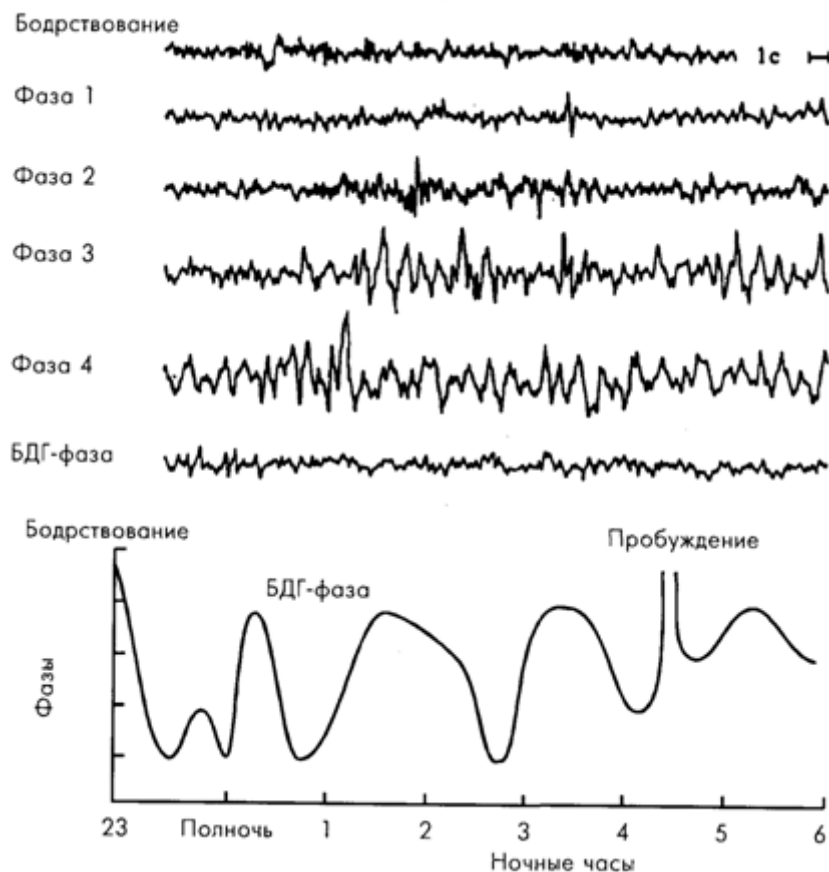


Рис. 13.2. Фазы сна. ЭЭГ при различных фазах сна (вверху). Изменения глубины сна на протяжении ночи, удлинение периодов БДГ-сна (внизу) [по Блуму и др., 1988]

Таким образом, каждую ночь 4–5 раз мы видим сны, и «разглядывание» сновидений занимает в общей сложности от 1 до 2 ч. Люди, утверждающие, что они видят сновидения очень редко, просто не просыпаются в фазе сновидений. Интенсивность самих сновидений, степень их необычности и эмоциональной насыщенности может быть различной, но факт их регулярного возникновения во время сна не вызывает сомнений.

Распространенное в прошлом представление о том, что сон необходим для «отдыха» нейронов головного мозга и характеризуется снижением их активности, исследованиями нейрональной активности не подтвердились. Во время сна в целом не происходит уменьшения средней частоты активности нейронов по сравнению с состоянием спокойного бодрствования. В быстром же сне спонтанная активность нейронов может быть выше, чем в напряженном бодрствовании. В медленном и быстром сне активность различных нейронов организована по-разному (см. гл. 8).

Кроме электрофизиологических, для отдельных стадий сна характерны определенные гормональные сдвиги. Так, во время дельта-сна увеличена секреция гормона роста, стимулирующего тканевой обмен. Во время быстрого сна усилена секреция гормонов коры надпочечников, которая в бодрствовании возрастает при стрессе. Интенсивность энергетического обмена в мозговой ткани во время медленного сна почти такая же, как в состоянии спокойного бодрствования, а во время быстрого сна значительно выше.

Таким образом, можно утверждать, что мозг активен во время сна, хотя эта активность качественно иная, чем при бодрствовании, и в разных стадиях сна имеет свою специфику.

4. СОН В ОНТО- И ФИЛОГЕНЕЗЕ

В онтогенезе соотношение «сон–бодрствование» изменяется. Так, у новорожденных состояние бодрствования составляет лишь незначительную часть суток, и значительную часть сна занимает быстрый сон. По мере взросления уменьшается общее количество сна, изменяется соотношение фаз внутри цикла сна – сокращается быстрый сон и относительно возрастает медленный сон, к 14 годам цикл сна достигает 90 мин. У взрослого человека, как уже говорилось, быстрый сон занимает около 1/4 всего времени сна. В старческом возрасте происходит уменьшение общего количества сна, при этом сокращается и медленный, и быстрый сон. После 75 лет часто наблюдается невротическая бессонница – редуцируется медленный сон, сон становится прерывистым, нарушаются циклы сна.

Чередование периодов активности и покоя происходит у всех живых существ; возможно, периоды покоя – это аналоги медленного сна. В том или ином виде сон наблюдается у всех позвоночных. Но сон, состоящий из нескольких циклов, внутри которых развертываются стадии медленного и быстрого сна, присущ только теплокровным. По своей организации сон млекопитающих и птиц не отличается от сна человека, хотя медленный сон у животных менее дифференцирован, процентное соотношение медленного и быстрого сна различно у разных животных, а циклы сна, как правило, короче. «Короткая интенсивная жизнь идет рука об руку с долгим сном и коротким циклом сна» [Борбели, 1989, с. 97]. У крысы цикл сна продолжается 12 мин, у собаки – 30 мин, у слона – около 2 ч. Особенности организации сна связаны с экологией животных.

У птиц периоды быстрого сна очень короткие – при этом, в связи с полной мышечной атонией, опускается голова, падают крылья. Если птица сидит на ветке, то при падении тонуса мышц ног сжимаются пальцы, и птица может спать, не падая с ветки.

Сон копытных также связан с их образом жизни – стадностью, боязнью хищников – и имеет характер «рваного» сна (после каждого цикла сна животное поднимает голову и осматривается, поэтому в каждый данный момент некоторые особи обязательно бодрствуют). Характер растительной пищи требует длительного пережевывания, и поверхностные стадии сна протекают у жвачных во время жевания.

У норковых млекопитающих хорошо выражена цикличность, они много спят, и быстрый сон занимает до 1/3 всего времени сна. Для многих из них характерна сезонная спячка. Она характеризуется потерей способности к терморегуляции, резким уменьшением количества дыхательных движений и сердечных сокращений, падением общего уровня обмена веществ. У некоторых крупных млекопитающих (медведи, еноты, отчасти барсуки) наблюдается сезонный сон, или факультативная спячка. В этом случае температура тела, количество дыхательных движений и общий уровень обменных явлений снижаются мало. При изменении внешних условий подобный сон легко может быть прерван.

Особенности сна морских млекопитающих также связаны с их экологией. Для каждого дыхательного акта как во время сна, так и во время бодрствования они должны всплыть, чтобы выставить ноздри в воздух. В зависимости от образа жизни возникли разные формы адаптации. Так, при электрофизиологической регистрации сна у дельфинов Л. Мухаметов [1985] обнаружил феномен «однополушарного» сна – дельта-волны возникали только в одном полушарии (поочередно в правом или левом). При этом в другом полушарии картина ЭЭГ соответствовала поверхностным стадиям медленного сна или бодрствованию. ЭЭГ, соответствующая поверхностным стадиям медленного сна, могла

наблюдаться и в обоих полушариях одновременно; признаков быстрого сна выявить не удалось. Такой же «однополушарный» медленный сон появляется у так называемых ушастых тюленей (котики и сивучи), когда они находятся в бассейне и не могут выйти на сушу. Когда же они спят на суше, в обоих полушариях у них наблюдается ЭЭГ, свойственная обычному медленному сну; регистрируется много эпизодов быстрого сна.

У тюленей и морских львов, которые только часть жизни проводят в воде, весь цикл сна развивается в течение дыхательной паузы. Они хорошо «продыхиваются», делая несколько глубоких вдохов, и ныряют. За 15–20 мин происходит смена стадий медленного сна и быстрый сон, и они выныривают для следующего «продыхивания».

Таким образом, сон является жизненно необходимым для высокоорганизованных животных. При этом особенности сна различных животных отражают его приспособительный характер к условиям обитания и факторам внешней среды.

5. ПОТРЕБНОСТЬ В СНЕ

Многие люди хотели бы спать меньше, так как сон, по их мнению, – это потерянное для жизни время. Другие, наоборот, хотели бы спать больше, так как недостаточно хорошо себя чувствуют.

«Мы хронически недосыпаем»; «Должны ли мы больше спать?» – это названия двух статей, опубликованных недавно в журнале *Sleep*, отражающих полярное отношение к вопросу о длительности сна [Bonnet, Arand, 1995; Harrison, Home, 1995]. Одна из обычных сентенций в медицине сна состоит в том, что наше современное общество сильно недосыпает, и это отражается на состоянии человека и общества, являясь в значительной мере причиной аварий и катастроф. Эта точка зрения подтверждается многочисленными исследованиями, свидетельствующими о негативных эффектах недосыпания на настроение испытуемых и выполнение ими психомоторных задач. С использованием различных психологических тестов показано, что если длительность ночного сна уменьшена на 1,3–1,5 ч, то это сказывается на состоянии бдительности днем. Последние исследования по выяснению необходимой длительности сна [Bonnet, Arand, 1995] показали, что потребность сна у молодежи в среднем составляет 8,5 ч за ночь. Продолжительность ночного сна в 7,2–7,4 ч является недостаточной, а сон менее 6,5 ч в течение длительного времени может подорвать здоровье. Другая точка зрения состоит в том, что у большинства людей нет хронического недосыпания, но они могут спать больше, также как мы едим и пьем свыше физиологических потребностей. Основанием служат значительные индивидуальные вариации потребности во сне, а также тот факт, что после длительного сна улучшение дневной бдительности минимально, а усталость успешно устраняется кратковременными перерывами в работе.

Эффект «накопления нехватки сна» полностью исчезает уже после первого 10-часового периода «восстановительного» сна. Поэтому хроническое недосыпание по рабочим дням и пересыпание по утрам в выходные – явления взаимосвязанные. Тем не менее в заявлении созданного в США комитета «Катастрофы, сон и общественная политика» подчеркивается, что даже небольшое хроническое недосыпание на 1–2 ч чревато серьезными нарушениями в работе, если она постоянно требует высокого уровня сосредоточенности и внимания [Борбели, 1989, комментарии Ковальсона].

6. ДЕПРИВАЦИЯ СНА

Эксперименты с депризацией (искусственным лишением сна) позволяют предполагать, что организм особенно нуждается в дельта-сне и быстром сне. После длительной депривации сна основным эффектом является увеличение дельта-сна. Так, после 200-часового непрерывного бодрствования процент дельта-сна в первые 9 ч регистрации восстановительного сна увеличивался в 2 раза по сравнению с нормой, а длительность быстрого сна увеличилась на 57%. Депривация менее 100 ч не вызывала увеличения длительности быстрого сна в первую восстановительную ночь. При уменьшении общего количества сна продолжительность дельта-сна не меняется или даже увеличивается, а длительность быстрого сна уменьшается.

В целях изучения роли отдельных фаз сна разработаны способы, позволяющие избирательно предотвращать их появление. Для подавления дельта-сна используют метод «подбуживания» – при появлении дельта-волн на ЭЭГ подаются звуковые сигналы такой интенсивности, чтобы обеспечить переход к более поверхностным стадиям сна. При этом у испытуемых появляется чувство разбитости, усталости, ухудшается память и снижается внимание. Исследованиями В. Ротенберга показано, что чувство разбитости и повышенной утомляемости, особенно нарастающее ко второй половине дня, у больных неврозом обусловлено хроническим дефицитом дельта-сна [Ротенберг, 1984].

Для исключения быстрого сна человека или животное будят при первых признаках этой фазы сна – появлении быстрых движений глаз и падении мышечного тонуса. Депривация быстрого сна у животных обычно осуществляется по методу, предложенному М. Жуве. Животное (чаще всего в этих экспериментах используются крысы) помещается на небольшую площадку, окруженную водой, и приспособляется спать на ней. Но в самом начале каждого эпизода быстрого сна, как только у животного падает мышечный тонус, оно сваливается в холодную воду и сразу просыпается. В результате в течение многих суток животное можно лишать фазы быстрого сна, существенно не нарушая медленный сон. После такой депривации у животных отмечалась повышенная возбудимость, агрессивность, двигательное беспокойство, т.е. симптомы сильнейшего стресса. Для того чтобы отделить эффект лишения быстрого сна от эффекта стресса (безвыходная ситуация нахождения на ограниченной площадке с неизбежными падениями в воду), В. Ковальзоном [1982] был разработан способ депривации быстрого сна без стресса – раздражением активирующей ретикулярной формации ствола мозга слабыми импульсами электрического тока, пробуждающего животное при наступлении быстрого сна. При этом крысы находились в просторной экспериментальной клетке, в периоды бодрствования нормально пили, ели, играли, и симптомы стресса у них отсутствовали – шерсть лоснилась, вес не снижался. Продолжительность быстрого сна у них была снижена в 3 раза при сохраненном медленном сне. Несмотря на отсутствие каких-либо поведенческих симптомов лишения быстрого сна, количество попыток перехода к быстрому сну у них увеличивалось день ото дня, повышался порог пробуждения.

При избирательном лишении быстрого сна у человека потребность в нем увеличивается, хотя никаких психических расстройств обнаружить не удается. Однако в первых опытах с депризацией быстрого сна у человека (проведенных В. Дементом [Dement, 1960] на трех испытуемых непрерывно в течение нескольких суток) были обнаружены значительные изменения психики – повышенная раздражительность, рассеянность, появление галлюцинаций и бредовых идей. Впоследствии оказалось, что эти испытуемые были не вполне здоровы. Когда же исследования проводились на здоровых испытуемых, оказалось, что депривация быстрого сна «не только не приводит к психическим расстройствам, но и вообще никак не сказывается на психическом состоянии – не меняет настроения, не ухудшает выполнения заданий, не влияет на память и работоспособность. Чем более комфортными были условия в период депривации, чем тщательнее

экспериментаторы следили за тем, чтобы все потребности испытуемых были удовлетворены, чем увлекательнее и разнообразнее было времяпрепровождение в период исследования, тем меньше сказывался эффект депривации» [Ротенберг, Аршавский, 1984, с. 86].

Когда результаты депривации быстрого сна стали анализировать индивидуально, в связи с личностными особенностями испытуемых, были обнаружены определенные различия. Так, Р. Картрайт с коллегами [Cartwright et al., 1967] установили, что лишение быстрого сна вызывает различные изменения психики и поведения в зависимости от исходного психического статуса. Тревожные субъекты реагировали на депривацию значительным усилением тревоги; они пытались немедленно компенсировать прекращенный быстрый сон. У испытуемых другого склада не было значительных нарушений поведения, а компенсаторное увеличение быстрого сна выявлялось в восстановительную ночь. Наконец, у людей третьего типа не отмечалось нарушений поведения, не было попыток немедленной компенсации быстрого сна и увеличения быстрого сна в восстановительную ночь, но при пробуждении еще до первых проявлений быстрого сна они давали подробные отчеты о сновидениях. Очевидно, сновидения протекали у них в медленном сне, и это заменяло им необходимость в быстром сне.

Значение быстрого сна для здоровья показал Е. Хартманн [Hartmann, 1973], выделив среди здоровых испытуемых две крайние группы – «долгоспящих» (кому для хорошего самочувствия необходимо не меньше 9 ч сна), и «короткоспящих» (достаточно 6 ч сна). По структуре сна эти люди различались в основном длительностью быстрого сна – у долгоспящих он занимал почти вдвое больше времени. При анализе их психических особенностей оказалось, что по сравнению с короткоспящими они были эмоционально менее устойчивыми – все проблемы принимали близко к сердцу, отличались беспокойством, тревожностью и перепадами настроения. Складывалось впечатление, что во сне они спасались от сложностей жизни, т.е. «ложились спать невротиками, а просыпались здоровыми людьми». Хартманн предположил, что такое восстановление душевного здоровья от вечера к утру определяется высокой представленностью в их ночном сне фазы быстрого сна. Опрашивая здоровых людей, у которых продолжительность сна не была постоянной в течение жизни, Хартманн установил, что сокращение сна обычно приходится на те периоды, когда человек хорошо себя чувствует, с интересом работает и свободен от тревог. Потребность в сне увеличивается, когда возникают неразрешимые проблемы, снижаются настроение и работоспособность.

7. СНОВИДЕНИЯ

Сновидения издавна поражают и волнуют людей. В древности сновидения рассматривались как «врата в иной мир»; считалось, что через сновидения может происходить контакт с другими мирами. Издавна люди пытались вызывать сновидения с помощью определенных ритуальных формулировок; подобные формулировки найдены даже в текстах, датированных примерно III тысячелетием до н.э. Уже первые цивилизации Среднего Востока, Египта, Индии и Китая оставили некоторые записи о сновидениях и методах их вызывания. Известна, например, специальная молитва древних ассирийцев для вызывания хороших сновидений и избавления от неприятных [Гарфильд, 1994]. Полон верований в сновидения был античный мир, а в Древней Греции сновидения играли руководящую роль даже при выработке законов. Огромное значение приобретали «вещие сны», предсказывающие развитие будущих событий. Однако уже Аристотель учил, что сновидения – это не «язык богов» или «странствие души», а явления, вытекающие из самой сущности человеческого духа, которые представляют собой результат особой деятельности мозга человека, в особенности его органов чувств. В своем трактате «О

сновидениях и их толковании» Аристотель пытался понять самую природу сновидений (см. в [Анохин, 1945]). Внимание древних мыслителей было сосредоточено главным образом на вопросах о возникновении сновидений и возможности предсказывать события. Эти же вопросы волнуют людей и в настоящее время.

Когда мы говорим о сновидениях, то прежде всего имеем в виду присутствие в них необычных и фантастичных картин. Субъект ощущает себя находящимся в быстро меняющейся обстановке, очевидные пространственно-временные закономерности отсутствуют, могут появляться события и люди из прошлого. При этом сознание не блуждает, как в бодствовании, возникает ощущение полного одиночества и нет возможности поделиться чувствами с кем-то другим [Борбели, 1989]. Человек не осознает себя видящим сновидение, в результате чего нет критического отношения к воспринимаемым событиям [Ротенберг, 1984]. Несмотря на разнообразие и фантастичность мира сновидений, этот мир не содержит ничего абсолютно нового: сновидения – следствие жизненного опыта человека, отражение событий, происшедших с ним ранее, недаром И.М. Сеченов назвал сновидения «небывальными комбинациями бывалых впечатлений». Любое воздействие может послужить поводом для развертывания целостной картины сновидения. В качестве примера П.К. Анохин [1945] приводит эксперимент, когда спящему человеку поднесли к подошве бутылку с теплой водой. Проснувшись, испытуемый рассказал, что ходил во сне по горячему песку и путешествовал по склонам Везувия, из которого прямо ему под ноги извергалась горячая лава.

Результаты многочисленных исследований позволяют предполагать, что одной из основных функций сновидений является эмоциональная стабилизация [Ротенберг, 1984]. Это хорошо сформулировано Робертсом [цит. по: Борбели, с. 53]: «Человек, лишенный способности видеть сновидения, через некоторое время впадает в безумие, ибо масса несформировавшихся, обрывочных мыслей и поверхностных впечатлений будет накапливаться у него в мозгу и подавлять те мысли, которые должны целиком сохраняться в памяти». Впервые систематические исследования роли сновидений предпринял основоположник психоанализа З. Фрейд. Рассматривая сновидения как особый и весьма важный язык мозга, он отмечал, что сновидения являются продуктом нашей собственной психической активности и в то же время завершенное сновидение поражает нас как нечто внешнее по отношению к нам. В работе «Толкование сновидений» З. Фрейд показал, что сновидения содержат не только явный, очевидный смысл, который можно изложить в пересказе, но и скрытый, неявный, который невозможно сразу осознать или уяснить. Чтобы понять этот

второй смысл, необходима дополнительная информация о личности того, кто видел этот сон. На основании этого, используя метод «свободных ассоциаций», психоаналитик приводит пациента к осознанию замаскированных в сновидении вытесненных желаний, что снимает эмоциональную напряженность.

Современные психотерапевты и психоаналитики пришли к выводу, что сны можно контролировать. Примером может служить отношение к сновидениям в синойском племени в Малайзии, где каждый член племени умеет уничтожать ночные кошмары [Гарфильд, 1994]. Синой учат своих детей воспринимать сны как важную часть формирования личности и сумели так организовать свою жизнь, что у них отсутствуют психические болезни.

Мощным импульсом к экспериментальному изучению сновидений послужило открытие быстрого сна и его связи со сновидениями. Появилась возможность получения отчетов о

сновидениях сразу же после их завершения. Было обнаружено, к удивлению тех, кто считал, что не видит снов или видит их очень редко, что каждый человек видит сны несколько раз за ночь. Экспериментальным путем был решен и вопрос о длительности сновидений. Оказалось, что субъективная длительность сновидений соответствует объективной длительности периода быстрого сна. Испытуемый, разбуженный в начале периода быстрого сна, отчитывается о коротком сновидении, а разбуженный в конце – о длинном. После очень длинных эпизодов быстрого сна (30–50 мин) испытуемые отчитывались о необычно длительных сновидениях. Интересно, что отчеты о содержании этих сновидений были не длиннее, чем в тех случаях, когда испытуемых пробуждали уже через 15 мин после начала быстрого сна. По-видимому, сновидения начинают забываться, несмотря на продолжение длительного эпизода быстрого сна. Многочисленные эксперименты свидетельствуют о том, что содержание сновидений коррелирует с особенностями физических компонентов быстрого сна. Показано, что степень эмоциональной окраски сновидений связана с частотой сердечных сокращений и дыхания, степенью вазоконстрикции и выраженностью электрической активности кожи в последние минуты быстрого сна перед пробуждением.

По-видимому, у животных также есть сновидения во время быстрого сна – об этом свидетельствуют опыты М. Жуве с разрушением у кошек ядер синего пятна (*locus coeruleus*), обеспечивающих угнетение мышечного тонуса в фазе быстрого сна. Спящее животное с разрушенным синим пятном при наступлении быстрого сна вставало на лапы с закрытыми глазами, прижималось, царапало пол камеры, совершало внезапные прыжки, как бы преследуя противника или спасаясь от опасности. Эти данные, а также результаты многочисленных лабораторных исследований сна у людей, позволяют считать фазу быстрого сна физиологической основой сновидений.

Однако является упрощением рассматривать быстрый сон как единственную фазу сна со сновидениями, так как испытуемые отчитываются о сновидениях и при пробуждениях из медленного сна. Но отчеты о сновидениях в быстром сне более яркие, более сложные, фантастичные, более эмоционально окрашенные по сравнению со сновидениями в медленном сне, где преобладают рациональные и реалистические элементы, сходные с мышлением в бодрствовании. Главное же различие заключается в их длительности – сновидения в быстром сне более длительны. Видимо, этим объясняется тот факт, что при пробуждении из быстрого сна сновидения лучше запоминаются.

Явлением, в определенном смысле противоположным сновидениям, является сомнамбулизм (снохождение, или лунатизм). Лабораторные исследования показали, что сомнамбулизм возникает на фоне дельта-сна; выраженность и длительность приступа значительно варьируют. В самом легком случае человек может сесть в кровати, что-то пробормотать и снова заснуть – в таких случаях на ЭЭГ наблюдается картина глубокого дельта-сна. В других случаях сомнамбула встает, ходит, может одеться и выйти из дома (при этом глаза обычно открыты, лицо маскообразное); сомнамбула может давать односложные ответы на простые вопросы – в таких случаях на ЭЭГ появляются признаки дремоты или даже бодрствования. Утром сомнамбула ничего не помнит о происшедшем с ним ночью. В противоположность сновидениям, с их насыщенным яркими красками и событиями миром при полной мышечной атонии, сомнамбулизм характеризуется сумеречным состоянием сознания (которое вообще не фиксируется в памяти) при сохранении способности передвигаться как при бодрствовании.

Существование двух крайних явлений (сновидений и сомнамбулизма) свидетельствует о том, что сон – это целый набор различных состояний, среди которых есть и глубокое погружение во внутренний мир, и демонстрация внешней активности.

8. ПОЧЕМУ МЫ СПИМ? (ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СНА)

Лучшим доказательством необходимости сна является то, что «вечно занятое и постоянно спешащее население современных городов не смогло освободиться от этой «привычки» [Рожанский, 1954, с. 5]. Дж. Морuzzi, отвечая на вопрос о том, почему мы спим, сказал, что главным считает восстановительные процессы мозга, но не быстрые, связанные с синаптической передачей и совершающиеся по закону «все или ничего», а медленные, тонические процессы, лежащие в основе обучения, восприятия и сознания. Это предположение косвенно подтверждается экспериментальными данными, свидетельствующими о том, что импульсная активность небольших нейронов моторной коры, для которых характерна тоническая активность при отсутствии движений, уменьшается во время сна [Evarts, 1965]. Л. Латаш считает, что психическая активность в медленном сне сохраняет «нормальное взаимодействие в сфере бессознательного между эмоциональными процессами, влечениями и собственно интеллектуальной деятельностью», а целостная психическая активность сна связана «с формированием, на основе видового и индивидуального опыта, витальных мозговых механизмов стратегии поведения» [Латаш, 1985, с. 117].

Функциональное значение цикла «сон–бодрствование» в связи с эволюцией биологической регуляции рассматривает Н. Моисеева [1985]. То, что выраженная картина сна сформировалась в процессе эволюции с появлением теплокровности в классе млекопитающих и (независимо) в классе птиц, она оценивает как свидетельство необходимости сна в цепи эволюционных преобразований, обеспечивающих повышение уровня организации живых систем. Параллельно с формированием нервной системы, по мнению Н. Моисеевой, формировалось повторяющееся состояние, в котором клетки и ткани обретают определенную долю независимости и могут осуществить саморегуляцию. Действительно, у больных, на которых в течение ночного сна изучали динамику ЭЭГ, ЭОГ, импульсной активности и медленных электрических потенциалов, было обнаружено, что в процессе развития сна на какой-то момент возникает функциональное разобщение как структур, так и отдельных клеток. Н. Моисеева считает, что в состоянии бодрствования на первый план выходят свойства организма как системы, в состоянии же сна на первый план выступают свойства отдельных элементов, поскольку в процессе эволюции оказалось необходимым сохранить автономную биологическую регуляцию структурно-функциональных единиц, из которых состоит организм.

«Восстановительные» функции обычно приписывают медленному сну, а для объяснения функций быстрого сна последнее время все больше привлекаются информационные теории, сущность которых сводится к пониманию задач сна в переработке поступающей в бодрствовании информации. Так, основываясь на данных о преобладании быстрого сна на ранних этапах жизни человека и животных, М. Жуве предположил, что быстрый сон обеспечивает процессы программирования в мозге, необходимые для развития и поддержания генетически предопределенных функций, таких, например, как инстинкты. Фазическая активность нервных клеток подкорковых структур, проявляющаяся в сновидениях и быстрых движениях глаз в быстром сне, отражает информацию, касающуюся главным образом врожденного, инстинктивного поведения; во время быстрого сна происходит ее объединение с информацией, приобретенной в бодрствовании [Жуве, цит. по: Борбели, 1989].

Согласно гипотезе В. Ротенберга и В. Аршавского, в быстром сне осуществляется поисковая активность, задачей которой является компенсация состояния отказа от поиска

в бодрствовании. Они приводят целый ряд фактов в пользу этой точки зрения. Прежде всего тот факт, что в состоянии отказа от поиска повышается потребность в быстром сне. Об этом свидетельствует уменьшение латентного периода фазы быстрого сна, обнаруженное при депрессиях и невротической тревоге (что является конкретным проявлением отказа от поиска у человека). Так, время от начала засыпания до наступления быстрого сна может сокращаться до 40 мин, в то время как в норме оно колеблется от 70 до 110 мин. У животных после пассивно-оборонительного поведения, вызванного неизбежным электрическим раздражением определенных зон мозга, доля быстрого сна в последующие часы увеличивалась почти в 2 раза по сравнению с фоном. Приводятся также данные о том, что у опоссума, всегда дающего на стресс пассивно-оборонительную реакцию, быстрый сон представлен особенно хорошо. В то же время выраженное поисковое поведение и у человека, и у животных приводит к уменьшению фазы быстрого сна. У животных эта фаза сокращается во время острого стресса, пока они активно ищут выход из ситуации. Так, при схватке двух животных в естественных условиях в последующем сне уменьшается доля быстрого сна. У человека попадание в новую, незнакомую обстановку повышает готовность к активному реагированию на неожиданности, усиливает ориентировочно-исследовательское поведение и приводит к уменьшению быстрого сна (например, во время первого исследования сна испытуемого в лабораторных условиях). При маниакальных состояниях, характеризующихся высокой, хотя совершенно неупорядоченной поисковой активностью, явно доставляющей удовольствие самим больным, быстрый сон сокращен. Он может составлять всего 15–18 мин за ночь (при норме 90–100 мин). Эта гипотеза позволяет объяснить и результаты Е. Хартманна [Hartmann, 1973], приведенные ранее, которые получены при исследовании людей с различной потребностью в длительности сна.

Всем известно, что потребность в сне усиливается при удлинении бодрствования. Между тем многочисленные наблюдения за людьми и животными, помещенными в условия световой изоляции, свидетельствуют о том, что потребность в сне определяется также мощным влиянием циркадного процесса (суточная биологическая периодичность, в соответствии с которой циклично изменяются различные физиологические характеристики организма, например температура тела, выброс некоторых гормонов; о циркадных ритмах см. [Блум и др., 1988; Борбели, 1989; Физиология человека, 1996]). Циркадный процесс рассматривается обычно как филогенетическая адаптация к временной структуре окружающего мира, благодаря которой происходит опережающее отражение (см. гл. 14); организм заранее приспосабливается к ожидаемому изменению условий существования.

Некоторые авторы [Snyder, Scott, 1972] рассматривают цикл «сон-бодрствование» как одно из проявлений эндогенной циркадной периодичности. А. Борбели [1989] считает, что это самостоятельные процессы. В соответствии с его гипотезой, *потребность в сне определяется двумя процессами – процессом расслабления, утомления, который нарастает во время бодрствования, и циркадным процессом, циклом «активности–покоя»* (пик покоя – около 4 ч утра, пик активности – около 4 ч дня). Уровень потребности в сне (процесс *S* – sleep) увеличивается во время бодрствования и уменьшается во время сна (по мере снижения доли дельта-сна), циркадный же ритм (процесс *C* – circadian) независим от предшествующего сна или бодрствования, он находится под воздействием «внутренних, биологических часов организма». Таким образом, потребность в сне в каждый данный момент представляет собой сумму процессов *S* и *C*; нормальный сон наступает при максимальном *S* и совпадает с периодом покоя. Именно нарушением взаимоотношения этих процессов можно объяснить тяжелые субъективные переживания в связи со смещением суточного ритма при резкой смене часовых поясов – цикл «сон–бодрствование» (процесс *S*) смещается в соответствии с

новыми условиями, в то время как процесс S не изменяется. Поэтому время засыпания приходится на период активности и человек не может уснуть, а днем чувствует постоянную сонливость из-за нарастающей потребности во сне, так как по S – это период покоя.

Взаимодействием этих же процессов можно объяснить лечебный эффект депривации сна на состояние больных эндогенной депрессией. Угнетенное состояние этих больных, особенно выраженное по утрам, связано с тем, что ко времени засыпания процесс S не достигает своего максимума. Депривация же сна приводит к повышению процесса S до нормы и, тем самым, временно (к сожалению, лишь до следующего периода сна) устраняет депрессивное состояние.

Примером нарушения баланса систем «сна–бодрствования» является и нарколепсия (состояние, характеризующееся дневными приступами непреодолимого сна). В самые неподходящие моменты, например во время еды или езды на велосипеде, возникает внезапная потеря мышечного тонуса и наступает сон, часто сопровождаемый яркими сновидениями. После короткого сна человек просыпается, чувствуя себя свежим и бодрым. Характерные черты приступов засыпания (мышечная атония, яркие сновидения) свидетельствуют о том, что на фоне бодрствования внезапно наступает быстрый сон. При длительной регистрации периодов активности и покоя у больных нарколепсией обнаружены отклонения от нормального соотношения между дневным и ночным уровнем активности.

Рассматривая процессы S и C в эволюции, Борбели отмечает, что наличие циркадных биоритмов создает не только преимущества, так как эти ритмы обычно жестко запрограммированы и при внезапном изменении внешних условий не могут быстро перестроиться. По-видимому, цикл «сон–бодрствование» возник в эволюции как дополнительный механизм, дающий возможность более гибко приводить время активности и отдыха в соответствие с окружающими условиями и текущими потребностями организма, временно выводя эти периоды из-под жесткого контроля «биологических часов».

П.К. Анохин [1945, 1968], с позиций имевшихся в то время системных представлений об организации активности мозга, рассматривал наступление сна как итог интегративной деятельности мозга, объединяющей все – и нервные, и нейрохимические, и гуморальные – «гипногенные» механизмы в единую функциональную систему, деятельность которой «обеспечивает перевес ассимиляторных процессов и создает условия для покоя тех нервных элементов, которые своей тонической деятельностью поддерживают бодрствование».

В настоящее время с позиций системной психофизиологии активность нейрона рассматривается как отражение актуализации системы, по отношению к которой данный нейрон специализирован. В бодрствовании актуализация систем определяет достижение результатов внешнего и внутреннего поведения. Каждый поведенческий акт, направленный на достижение конкретного результата, может быть охарактеризован через набор актуализированных в нем систем разного возраста и динамику межсистемных отношений (см. гл. 14).

Можно предположить, что во время сна актуализация систем обуславливает реорганизацию сложившихся к моменту сна межсистемных отношений. Во сне, по-видимому, могут быть сняты запреты, существующие в поведении бодрствования на совместную актуализацию оппонентных систем – элементов опыта, и опробованы даже

такие комбинации актуализированных систем и отношений между ними, которые нарушили бы адаптивное поведение, будучи реализованными в состоянии бодрствования. Перебор, «тестирование» комбинаций, приводящие к согласованию вновь сформированных в состоянии бодрствования систем с уже имеющимися в памяти индивида системами разного филогенетического возраста, может привести к неожиданным решениям, затрудненным в бодрствовании. Этим объясняется то, что во сне может осуществляться проверка гипотез, решение важных проблем, постоянно волнующих человека и занимающих все его мысли, например, открытие Д.И. Менделеевым периодической системы или Ф.А. Кекуле – структуры бензольного кольца [Гарфильд, 1994].

Тот уже упомянутый ранее факт, что потребность в сне увеличивается при возникновении проблем и сложных периодов в жизни человека [Hartmann, 1973 и др.], можно объяснить с наших позиций необходимостью устранения противоречий между отдельными частями индивидуального опыта, которое почему-либо не может быть достигнуто в бодрствовании (например, вследствие «отказа от поиска», по Ротенбергу, или из-за запретов на совместную актуализацию определенных элементов опыта и т.д.).

Из приведенных соображений, с одной стороны, следует, что запоминание материала, включающее «вписывание» новых элементов опыта в структуру уже имеющегося индивидуального опыта, т.е. модификация межсистемных отношений, будет улучшаться, если интервал между обучением и тестированием заполнен естественным сном, во время которого осуществляется перебор новых комбинаций элементов опыта.

Экспериментальные данные, указывающие, что это действительно так, были получены еще в 20-е гг. (Jenkins, Dallenbach, 1924). С тех пор эти данные многократно подтверждались (см. обзор [Kavanau, 1996]).

С другой стороны, было бы логично ожидать, что блокирование активности нейронов новых систем, т.е. уменьшение материала для комбинаций, должно сказаться на потребности в сне. Действительно, прием алкоголя, который избирательно угнетает активность нейронов новых систем (см. гл. 14), уменьшает фазу быстрого сна (Zornetzer et. al., 1982).

Повторные реализации акта дефинитивного поведения отличаются друг от друга за счет модификации межсистемных отношений, которая, в частности, может лежать в основе совершенствования поведения (см. гл. 14). Эти экстренные модификации, по-видимому, должны согласовываться с межсистемными отношениями, характеризующими весь опыт индивида. Именно поэтому важным материалом для опробования новых вариантов объединения нейронов во сне могут быть нейроны не только вновь сформированных систем, но также систем, реализовавшихся в период бодрствования, который предшествует данному эпизоду сна. Подтверждением этому являются эксперименты с регистрацией в гиппокампе крысы активности клеточных ансамблей [Wilson, McNaughton, 1994], а также отдельных одновременно регистрируемых «нейронов места» (place cells – клетки, избирательно активирующиеся в определенном пространственном «поле» – месте пространства) с неперекрывающимися полями. Показано, что во время сна разряжается тот нейрон, в пространственном поле которого побывало животное непосредственно перед сном, т.е. тот, который активировался в предшествовавшем периоде бодрствования. Авторы рассматривают эти данные как свидетельство того, что информация, полученная в бодрствовании, подвергается повторной обработке во время сна [Pavlides, Winson, 1989; Уинсон, 1991].

Глава 14 СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

1. АКТИВНОСТЬ И РЕАКТИВНОСТЬ

1.1. Две парадигмы в исследовании поведения и деятельности

При всем многообразии теорий и подходов, используемых в психологии, психофизиологии и нейронауках, их можно условно разделить на две группы. В первой из групп в качестве основного методологического принципа, определяющего подход к исследованию закономерностей организации поведения и деятельности, рассматривается реактивность, во второй – активность.

Известны попытки, заменив проблему «активность–реактивность» проблемой сопоставления внутренних и внешних детерминант поведения, доказать, что упомянутые принципы не обуславливают кардинальным образом различающихся способов описания поведения и деятельности [Кругликов, 1993]. Однако эта замена неадекватна. Внутренняя детерминанта вполне, так же как и внешняя, может быть рассмотрена в качестве стимула, вызывающего реакцию. Например, при описании постулируемых механизмов поведения, которое возникает при увеличении мотивации в отсутствие внешнего стимула, используется понятие «мотивационный рефлекс». Основное различие между двумя парадигмами («реактивной» и «активной») состоит, как это будет подробно показано далее, в том, где на временной шкале «помещается» детерминанта текущего поведения – в прошлом или будущем. Под парадигмой, вслед за Т. Куном [1975], мы будем здесь и далее понимать модель жизни научного сообщества, которая подразумевает специфический набор теорий, методов и необходимого оборудования, принимаемых и применяемых в данном сообществе.

1.2. Реактивность

Использование принципа реактивности как объяснительного в научном исследовании базируется на идеях Рене Декарта, изложенных им в первой половине XVII в. Декарт полагал, что организм может быть изучен как машина, основной принцип действия которой – рефлекс, обеспечивающий связь между стимулом и ответом. Животные при этом оказывались живыми машинами, и крики боли животных рассматривались как «скрип несмазанных машин» [Роуз, 1995]. Человека, тело которого рассматривалось в качестве машины, наличие души освободило от автоматического реагирования. Душа его состоит из разумной субстанции, отличной от материи тела, и может влиять на последнее через эпифиз. Идеи Декарта давно уже стали достоянием не только науки, но и основой бытовой или обыденной психологии (см. Предисловие), которая свободно оперирует понятиями «стимул», «рефлекс», «реакция» и т.д. Что же касается науки, совершенно очевидно, что серебриющийся «благородной сединой столетий» рефлекс [Анохин, 1945] оставался центральным инвариантным звеном психофизиологических теорий, несмотря на целый ряд изменений, которые претерпели эти теории [Соколова, 1995]. С рефлекторных позиций события, лежащие в основе поведения, в общем представляются как линейная последовательность, начинающаяся с действия стимулов на рецепторные аппараты и заканчивающаяся ответным действием.

1.3. Активность

Рассмотрение поведения и деятельности как активности, направленной в будущее, включает понимание активности как принципиального свойства живой материи; конкретная форма проявления активности зависит от уровня организации этой материи [Анохин, 1978]. Категориальное ядро представлений данной группы значительно менее гомогенно по сравнению с первой. Это ядро сформировалось в результате многочисленных, особенно в последнем столетии, попыток, исходя из разнообразных теоретических посылок преодолеть механистические реактивные схемы, заменив их представлениями об активном, целенаправленном поведении (см. в [Alexandrov, Jarvilehto, 1993]).

Так, Дж. Икскюль [Uexkull, 1957] полагал, что поведение должно быть рассмотрено не как линейная последовательность событий, начинающаяся с возбуждения рецепторов, а как функциональное кольцо. Дж. Гибсон [1988] считал, что среда и организм не являются отдельностями, но образуют функциональное единство, к анализу которого принцип «стимул–реакция» не может быть применен. Был разработан целый ряд других существенно различающихся концепций, которые, однако, объединяло признание активности в качестве базового методологического принципа [Tolman, 1932; Koffka, 1935; Бернштейн, 1966; Dewey, 1969 и мн. др.]. Специально следует подчеркнуть, что центральным пунктом теории деятельности, развитой в отечественной психологии, является представление об активном, а не реактивном субъекте.

1.4. Эклектика в психологии и психофизиологии

В последнее время представление об активном целенаправленном характере поведения человека и животного становится все более распространенным. Наряду с позитивными последствиями этот процесс имеет и негативные. Необходимость в поиске «механизмов» очевидно целенаправленной активности ориентироваться на нейронауки (ту область исследований, в которой позиции рефлекса очень прочны), а также недооценка того, что парадигмам активности и реактивности соответствуют принципиально различающиеся способы описания поведения и деятельности, обуславливают эклектичность многих теорий в психологии и психофизиологии [Александров, 1995].

Утверждения, базирующиеся на разных видах эклектического объединения понятий сопоставляемых парадигм (активности и реактивности), можно упрощенно свести к следующим трем связанным группам: а) «филогенетическая» эклектика. Люди ведут себя целенаправленно, а животные отвечают на стимулы. Целенаправленность – преобразованная в процессе эволюции реактивность (см. ранее о «живых машинах»); б) «уровневая» эклектика. В основе целенаправленного поведения и деятельности – рефлекторные «механизмы» или «реализаторы». На высших уровнях организации деятельности, психических процессов, поведения, движения и т.д. действует принцип активности, целенаправленности, а на низших – реактивности. Целостный организм осуществляет целенаправленное поведение, а его отдельный элемент – нейрон – реагирует на стимул; в) «анатомическая», или «центрально-периферическая», эклектика. Нейроны центральных структур пластичны, их активность зависит от поведенческого контекста, мотивации, цели и т.д. Периферические элементы ригидны и являются лишь преобразователями энергии внешних воздействий в импульсные коды или исполнителями центральных команд.

Оценивая системность как один из основных объяснительных принципов в науке, М.Г. Ярошевский [1996] справедливо замечает, что антиподом системности является эклектизм – смешение разнородных, зачастую противоположных, положений и принципов, замена одних логических оснований другими. Именно эклектика, наряду с неадекватным

решением психофизиологической проблемы (см. параграф 5), является наиболее серьезным препятствием на пути синтеза психологического и физиологического знания в рамках методологически непротиворечивой психофизиологии.

* * *

Основная задача этой главы состоит в том, чтобы изложить целостную и, как нам кажется в данный момент, свободную от эклектики систему представлений, объединяющую в рамках единой теории понимание активности отдельного нейрона и целостного поведения, соотношения функционирования и развития, структуры и функции, психики и мозга, индивида и среды, нормы и патологии. Здесь будет продемонстрировано, как последовательное развитие системного подхода заставило отказаться от представления о реактивности не только на уровне организма, но и на клеточном уровне в пользу представлений об активности и целенаправленности, что, в свою очередь, обусловило существенное изменение методологии, задач и методов объективного исследования субъективного мира и привело к формированию нового направления в психологии – системной психофизиологии.

Концептуальные построения многих авторов, относящиеся к парадигме активности, могут быть, с теми или иными оговорками, рассмотрены как варианты методологии системного подхода. Системный подход – не новость в психологии [Зинченко, Моргунов, 1994], а сам термин «системный подход» стал использоваться в нашей литературе уже больше трех десятилетий назад [Блауберг, Юдин, 1986]. Понимание системности изменялось на последовательных этапах развития науки; не одинаково оно и для разных вариантов системного подхода, существующих на одном и том же этапе [Анохин, 1975]. В частности, и в психофизиологии системный подход далеко не однородное направление, и общим для таких авторов, как П.К. Анохин, Н.Ю. Беленков, Н.П. Бехтерева, М.Н. Ливанов, А.Р. Лурия, Е.Р. Джон (E.R. John) и многие другие оказывается главным образом лишь признание того, что «функция» (что бы под ней ни понимали разные авторы) реализуется не отдельными структурами или клетками, а их системами [Швырков, 1995]. Системная психофизиология является развитием теории функциональных систем (ТФС), разработанной акад. П. К. Анохиным и его школой. Что это за теория, в чем ее отличие от других вариантов системного подхода и чем определяется особое значение ТФС для психологии и психофизиологии?

2. ТЕОРИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

2.1. Что такое система?

Термин «система» обычно применяется для того, чтобы указать на собранность, организованность группы элементов и отграниченность ее от других групп и элементов. Давалось множество определений системы, которые характеризовали ее, выделяли из «несистем». В общем, все эти определения сводились к пониманию системы как комплекса взаимодействующих элементов, объединенных определенной структурой. При этом под структурой понимались законы связи и функционирования элементов. П.К. Анохин [1975], подробно проанализировав разные варианты системного подхода, пришел к следующим аргументированным заключениям. Взаимодействие элементов само по себе, с одной стороны, не дает исследователю в какой-либо конкретной области науки ничего нового, так как является даже для начинающего исследователя аксиомой. С другой стороны, взаимодействие не может рассматриваться как механизм ограничения огромного числа степеней свободы каждого из множества элементов живых систем; их взаимодействие создаст не систему, а хаос.

Главным препятствием для использования проанализированных вариантов системного подхода в конкретном исследовании П. К. Анохин считал отсутствие в их методологии понятия о системообразующем факторе, детерминирующем формирование и реализацию системы. До тех пор, пока исследователь не определит такой фактор, который: а) являясь неотъемлемым компонентом системы, ограничивал бы степени свободы ее элементов, создавая упорядоченность их взаимодействия, и б) был бы изоморфным для всех систем, позволяя использовать систему как единицу анализа в самых разных ситуациях, – все разговоры о системах и преимуществах системного подхода перед несистемным останутся только разговорами [Анохин, 1975, с. 32].

2.2. Результат – системообразующий фактор

Важнейшим событием в развитии ТФС стало определение системообразующего фактора (результата системы), под которым понимался полезный приспособительный эффект в соотношении «организм–среда», достигаемый при реализации системы. Таким образом, в качестве детерминанты поведения в ТФС рассматривается не прошлое по отношению к поведению событие – стимул, а будущее – результат. При анализе внешнего поведения индивида мы можем описать результат как определенное соотношение организма и внешней среды, которое прекращает действие, направленное на его достижение, и делает возможной реализацию следующего поведенческого акта [Швырков, 1978]. Как выглядит достижение результата «изнутри», станет ясно, когда мы обсудим проблему системной детерминации активности нейронов.

На основании результатов уже самых ранних своих экспериментов П.К. Анохин пришел к выводу о том, что для понимания приспособительной активности индивида следует изучать не «функции» отдельных органов или структур мозга в их традиционном понимании (как непосредственных отправлений того или иного субстрата (см. в [Александров, 1989]), а организацию целостных соотношений организма со средой. Суть подобных организаций состоит в том, что отдельные вовлеченные в них компоненты не взаимодействуют, а взаимосодействуют, т.е. координируют свою активность для получения конкретного результата. Рассмотрев функцию как достижение этого результата, П.К. Анохин дал следующее определение функциональной системы: системой можно назвать только такой комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношение приобретают характер взаимодействия компонентов, направленного на получение полезного результата.

2.3. Временной парадокс

Каким образом результат (событие, которое наступит в будущем) может детерминировать текущую активность, быть ее причиной? Решением этого «временного парадокса» была разработка представления об «информационном эквиваленте результата», о модели будущего результата (цели), которая и выступает в качестве такой детерминанты. Введение понятия об акцепторе результатов действия, формируемом до реального появления результата и содержащем его прогнозируемые параметры, стало существеннейшим этапом в развитии ТФС. Закономерности формирования и функционирования акцептора были проанализированы в многочисленных экспериментах и на самых разных уровнях: от поведенческого до тончайших нейрофизиологического и молекулярно-биологического. Почему же формулировке представления об акцепторе результатов действия придается такое значение в развитии ТФС?

2.4. Целенаправленность поведения

Уже для Аристотеля [1937] была очевидна целенаправленность поведения. Таким образом, идея целенаправленности никак не может считаться новой, хотя в истории можно выделить период, когда она была надолго вытеснена из научного обихода формирующимся механицизмом. В результате открытий эпохи Ренессанса в области анатомии и физиологии, а главное – вследствие появления классической механики, в которой детерминистическое описание исключало ссылки на цель, возникло представление о природе, оказавшееся полностью механистическим [Бор, 1961].

Однако позже понятие целенаправленности вновь стали использовать в своих теоретических построениях как физиологи, так и психологи. И в самое последнее время утверждается, что цель должна быть «центральной концепцией в любой модели поведения» [Heisenberg, 1994]. Но в связи с отсутствием у авторов адекватной теории, позволяющей изучать целевую детерминацию естественнонаучными методами, целенаправленность, присутствующая у них на уровне концептуальных схем, сразу исчезает, сменяясь реактивностью, как только дело доходит до «реальных механизмов» обеспечения активности организма и, в частности, мозга. В результате неизменно появляются эклектические представления (см. параграф 1).

По-видимому, подмена активности и целенаправленности реактивностью определялась и определяется тем, что естественнонаучные и вообще экспериментальные методы сочетаются, как правило, с каузальным объяснением поведения. Это объяснение традиционно связывается с парадигмой реактивности, в то время как парадигма активности, целенаправленности соотносится с телеологическим объяснением (см. в [Дружинин, 1993]). Данная ситуация противоречия между «респектабельным» каузальным и «сомнительным» телеологическим объяснением остроумно описывается словами, которые любил цитировать П.К. Анохин: «Телеология – это дама, без которой ни один биолог не может жить, но стыдится появляться с ней на людях».

Итак, заслуга П.К. Анохина состоит не в том, что он использовал понятие цели в анализе поведения, а в том, что, введя представление об акцепторе результатов действия, он устранил противоречие между каузальным и телеологическим описанием поведения. Именно поэтому рассмотрение поведенческого акта с позиций ТФС и как целенаправленного, и как причинного вполне правомерно [Швырков, 1978].

Проблема цели, которая организует части в целое, придавая ему особые свойства, тесно связана с вопросом о специфике жизни. С виталистических позиций она решалась постулированием существования особой силы, такой, как «мнема Блейлера», «руководящая сила Бернара» или «энтелехия Дриша». Так, Г. Дриш [1915] на вопрос о том, есть ли в цели нечто, объясняемое присущей только живому закономерностью, отвечал утвердительно. В качестве такой закономерности, не сводимой к явлениям неорганического мира, рассматривалась энтелехия – «элементарное начало» или «витальный фактор» жизни. Разработка представления об энтелехии способствовала критике механистических взглядов на причинность в биологии. Именно поэтому данное представление можно оценить, используя терминологию Ю.А. Шрейдера, как плюс-фикцию, сыгравшую позитивную роль в развитии науки наряду с такими фикциями, как флогистон, «демоны» Максвелла, гравитационные, электромагнитные поля и многие другие представления, фиктивный характер которых очевиден [Клайн, 1984].

2.5. Опережающее отражение

Анализ проблем происхождения и развития жизни с позиций ТФС привел П. К. Анохина [1978] к необходимости введения новой категории: опережающее отражение.

Опережающее отражение появилось с зарождением на Земле жизни и является отличительным свойством последней. Как условие, определившее возможность появления жизни, П.К. Анохин рассматривал существование «предбиологических систем». Они обладали свойствами, обеспечивавшими устойчивость против возмущающих воздействий. Примером могут служить «аллостерические системы», устойчивость которых достигается за счет ретроингибирования: торможения начальных стадий химических превращений при достижении определенной концентрации конечного продукта этих превращений.

Опережающее отражение связано с активным отношением живой материи к пространственно-временной структуре мира и состоит в опережающей, ускоренной подготовке к будущим изменениям среды. Ясно, что опережающее отражение могло появиться только постольку, поскольку в мире имелись повторяющиеся ряды событий. Если бы временная структура мира была представлена только рядами никогда не повторяющихся событий, то опережающее отражение и, следовательно, жизнь не могли бы возникнуть. Так как принцип активного опережающего отражения начал действовать вместе с возникновением жизни, он представлен на всех уровнях ее организации. Именно поэтому речь должна идти не о смене реактивности активностью на определенном этапе онтоилии филогенеза, на определенном уровне организации тех или иных процессов, а только о том, в какой форме этот принцип представлен на данном этапе и уровне.

Рассматривая в связи со сказанным утверждение В.М. Бехтерева о том, что «реакция на внешнее воздействие происходит не в одних только живых организмах, но и в телах мертвой природы» [Бехтерев, 1991, с. 21], мы можем согласиться только с последней его частью. Да, тела мертвой природы реагируют, т.е. отвечают реакциями на внешние воздействия. Что же касается живого организма, если рассматривать его не как физическое тело, а как целостный индивид, совершающий приспособительное поведение, то следует признать, что он отражает мир опережающе: его активность в каждый данный момент – не ответ на прошлое событие, а подготовка и обеспечение будущего.

2.6. Теория П.К. Анохина как целостная система представлений

Итак, первое важнейшее преимущество и признак, отличающий ТФС от других вариантов системного подхода, – введение представления о результате действия в концептуальную схему. Таким образом, ТФС, во-первых, включила в концептуальный аппарат системного подхода изоморфный системообразующий фактор и, во-вторых, кардинально изменила понимание детерминации поведения.

Следует отметить, что когда некая теория уже четко сформулирована, при ретроспективном анализе литературы могут быть обнаружены высказывания, предвосхитившие какие-либо из набора ее положений. Такова ситуация и с ТФС. Так, Дж. Дьюн еще в конце прошлого века отмечал, что «действие детерминировано не предшествующими событиями, а потребным результатом» [Dewey, 1969, p. 100]. В 20-е гг. нынешнего столетия А.А. Ухтомский [1978] выдвигал положение о «подвижном функциональном органе», под которым понималось любое сочетание сил, приводящее к определенному результату. Тем не менее обоснованную не только теоретически, но и богатейшим экспериментальным материалом, целостную систему представлений мы находим именно в ТФС. Ее целостность и последовательность состоит в том, что идея активности, целенаправленности не просто включается в ТФС наряду с другими положениями, но, действительно, определяет основное содержание, теоретический и методический аппарат теории. Эта идея определяет и подходы к анализу конкретных механизмов достижения результата поведения, действующих на уровне целостного организма, и понимание организации активности отдельного нейрона (см. параграф 3).

Как же отвечает ТФС на вопрос о механизмах, обеспечивающих объединение элементов в систему и достижение ее результата? Какие положения рефлекторной теории заставила отвергнуть П.К. Анохина (ученика И.П. Павлова) логика последовательного развития системных представлений, которая вывела ТФС за «рамки рефлекса» [Судаков, 1996]?

2.7. Системные процессы

В качестве ключевых положений рефлекторной теории П.К. Анохин выделял следующие:

1. исключительность пускового стимула как фактора, детерминирующего действие, которое является его причиной;
2. завершение поведенческого акта рефлекторным действием, ответом;
3. поступательный ход возбуждения по рефлекторной дуге.

Все эти положения отвергаются при рассмотрении поведения с позиций ТФС [Анохин, 1978].

Наличие пускового стимула не является достаточным для возникновения адекватного поведения. Оно возникает: а) после обучения, т.е. при наличии соответствующего материала памяти; б) при наличии соответствующей мотивации и в) в соответствующей обстановке. Эти компоненты рассматривали, конечно, и другие авторы, но лишь как модуляторы или условия, при которых данный стимул вызывает данную, связанную с ним реакцию. П.К. Анохин же отмечал, что при появлении данного стимула и изменении условий животное может достигать результат поведения самыми разными способами, никогда с этим стимулом не связывавшимися. Например, оно может использовать вместо подхода к кормушке подплывание к ней, если вода вдруг становится преградой.

Согласно ТФС, интеграция всех этих компонентов осуществляется в рамках специального системного механизма афферентного синтеза, в процессе которого на основе мотивации, при учете обстановки и прошлого опыта создаются условия для устранения избыточных степеней свободы – принятия решения о том, что, как и когда сделать, чтобы получить полезный приспособительный результат. Принятие решения завершается формированием акцептора результатов действия, который представляет собой аппарат прогнозирования параметров будущих результатов: этапных и конечного, и их сличения с параметрами результатов, реально полученных при реализации программы действия. При сличении с параметрами полученных этапных результатов выявляется соответствие хода выполнения программы запланированному (подробнее см. [Батуев, 1978; Пашина, Швырков, 1978]) при сравнении с параметрами конечного – соответствие достигнутого соотношения организма и среды тому, для достижения которого была сформирована система. Эти системные механизмы составляют операциональную архитектуру любой функциональной системы (рис. 14.1). Их введение в концептуальную схему – второе важнейшее преимущество и признак, отличающий ТФС от других вариантов системного подхода.

Формирование в ТФС представления о том, что интеграция элементарных физиологических процессов осуществляется в рамках качественно отличных от них специфических системных процессов, имело принципиальное значение для развития психофизиологического подхода к анализу поведения и деятельности, а также системного решения психофизиологической проблемы (см. параграф 5). Разработка представлений о качественной специфичности процессов интеграции явилась открытием нового вида

процессов в целостном организме – системных процессов, организующих частные физиологические процессы, но несводимых к последним.

Открытие системных процессов позволило, в отличие от рассмотрения в качестве основы поведения материально-энергетических отношений между локальным воздействием и реакцией, протрактовать поведение как обмен организованностью, или информацией между организмом и средой, осуществляемый в рамках этих информационных процессов. При этом было обосновано положение о том, что системные категории ТФС описывают одновременно и организацию активности элементов организма, и ее связь с организацией внешней среды [Швырков, 1995].

В стабильных условиях, например в ситуации лабораторного эксперимента, пусковой стимул реализует готовую предпусковую интеграцию, которую можно охарактеризовать как готовность систем будущего поведения, формирующуюся в процессе выполнения предыдущего. Она направлена в будущее, но стабильность ситуации делает очевидной связь «стимул–ответ». Однако анализ нейронной активности в поведении четко показывает, что организация последней определяется тем, какой результат достигается в данном поведении, тогда как стимул лишь «запускает», «разрешает» реализацию. В тех случаях, когда один и тот же по физическим параметрам стимул «запускает» разные поведенческие акты (например, пищедобывательный или оборонительный), разными в этих актах оказываются не только характеристики активности нейронов, но даже и сам набор вовлеченных клеток, в том числе и в «специфических» по отношению к стимулу областях мозга (например, в зрительной коре при предъявлении зрительного стимула; см. [Швыркова, 1979; Александров, 1989]).

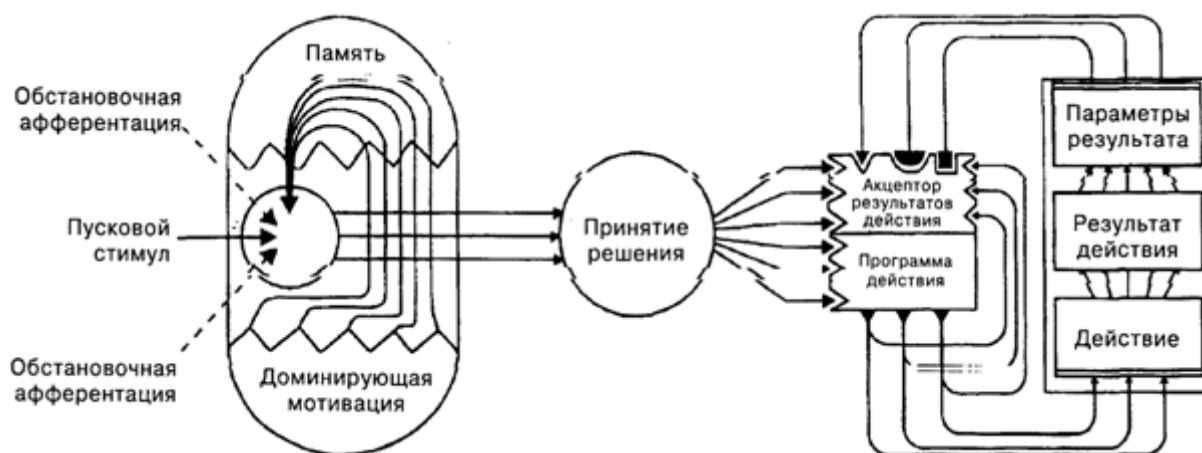
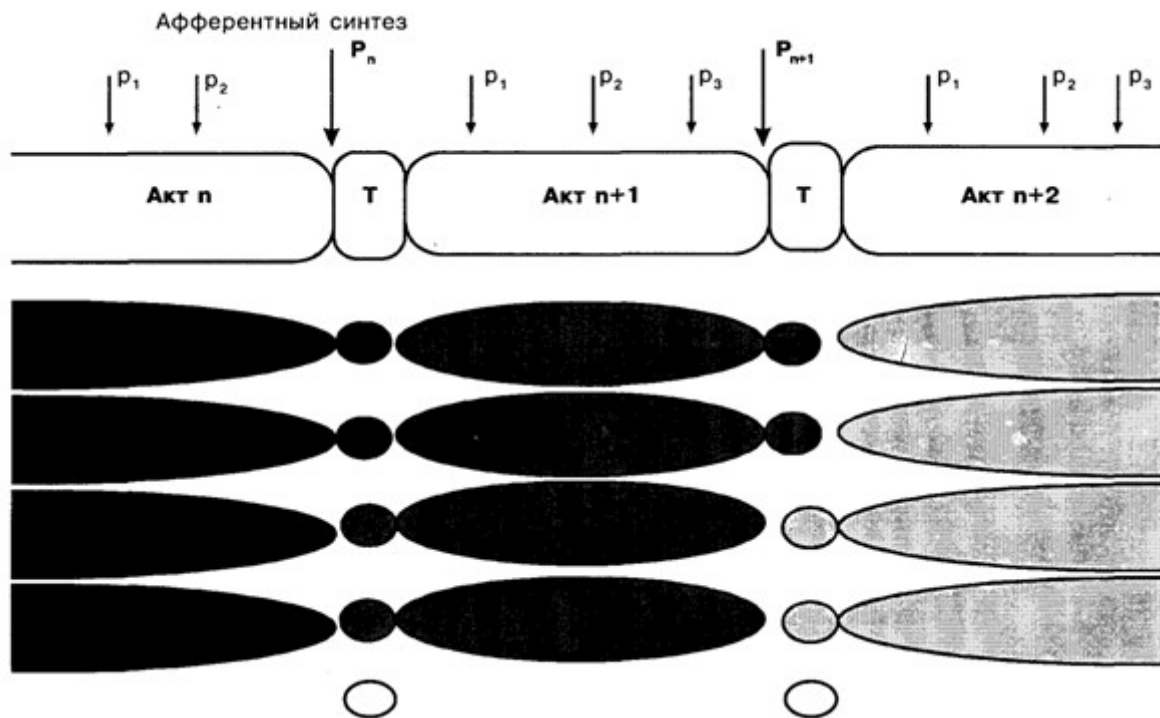


Рис. 14.1. Функциональная система и поведенческий континуум

Операциональная архитектура функциональной системы по П.К. Анохину (вверху). О системных механизмах, составляющих операциональную архитектуру, см. параграф 2. Стрелки от «доминирующей мотивации» к «памяти» демонстрируют, что характер информации, извлекаемой из памяти, определяется доминирующей мотивацией. Схема также иллюстрирует представление о том, что в акцепторе результатов действия содержатся модели этапных результатов наряду с конечным результатом и что модель последнего представлена не единичной характеристикой, а комплексом параметров.



Поведенческий континуум (внизу). P_n , P_{n+1} – результаты поведенческих актов; p_1, p_2, p_3 , – этапные результаты; T – трансформационные процессы (см. параграф 2). О наборах систем, обеспечивающих реализацию последовательных актов континуума (каждому набору соответствует свой тип штриховки) и о вовлечении в трансформационные процессы систем, не участвующих в реализации актов, смена которых данными процессами обеспечивается (эти системы обозначены незаштрихованными овалами), см. в параграфе 7

Второе положение рефлексорной теории, которое отвергается ТФС, – оценка действия как завершающего этапа поведенческого акта. С позиций ТФС заключительный этап развертывания акта – сличение прогнозируемых в акцепторе параметров с параметрами реально полученного результата. Если параметры соответствуют прогнозируемым, то индивид реализует следующий поведенческий акт; если же нет, то в аппарате акцептора возникает рассогласование, ведущее к перестройке программ достижения результата.

Наконец, ТФС отвергает положение о поступательном ходе возбуждения по дуге рефлекса. В соответствии с этим положением, реализацию поведения обеспечивает активация последовательно включающихся в реакцию структур мозга: сначала сенсорных структур, обрабатывающих сенсорную информацию, затем эффекторных структур, которые формируют возбуждение, активирующее железы, мышцы и т.д. Однако многочисленными экспериментами было показано, что при реализации поведенческого акта имеет место не последовательное включение афферентных и эфферентных структур, а синхронная активация нейронов, расположенных в самых разных областях мозга. Паттерн активации нейронов в этих структурах оказывается общим, имеет общемозговой характер. Компоненты этого паттерна – последовательные фазы активации – соответствуют последовательности развертывания описанных ранее системных механизмов (см. [Швырков, 1978, 1995]). Экспериментальные результаты, подтверждающие данные о синхронности активации нейронов в поведении, продолжают накапливаться и в последнее время [Roelfsema et al., 1997], и им придается все большее значение в понимании не только организации дефинитивного поведения, но и обучения.

Таким образом, вовлечение нейронов разных областей мозга в системные процессы происходит синхронно. Эти процессы – общемозговые и не могут быть локализованы в какой-либо области мозга. В различных областях мозга в поведении протекают не локальные афферентные или эфферентные, а одни и те же общемозговые системные процессы организации активности нейронов в систему, которая является не сенсорной или моторной, а функциональной. Активность нейронов этих областей отражает не обработку сенсорной информации или процессы регуляции движений, а вовлечение нейронов в определенные фазы организации (афферентный синтез и принятие решения) и реализации системы. Активность любой структуры одновременно соответствует как определенным свойствам среды, так и характеру двигательной активности.

Единый паттерн активации и синхронность вовлечения нейронов разных областей мозга в общемозговые системные процессы не означают эквивалентности (равнозначности) мозговых структур; вклад этих структур в обеспечение поведения зависит от специфики проекции на них индивидуального опыта (см. параграф 8).

2.8. Поведение как континуум результатов

До сих пор мы с дидактическими целями, а также следуя традиции исходного варианта ТФС, использовали понятие пускового стимула. Однако ясно, что использование этого понятия в рамках парадигмы активности ведет к эклектике. Кажущаяся его необходимость отпадает при рассмотрении поведенческого акта не изолированно, а как компонента поведенческого континуума (последовательности поведенческих актов, совершаемых индивидом на протяжении своей жизни). При этом оказывается, что следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего акта. Эта оценка – необходимая часть процессов организации следующего акта, которые, таким образом, могут быть рассмотрены как трансформационные, или процессы перехода от одного акта к другому. Места для стимула в континууме нет (см. рис. 14.1). С теми изменениями среды, которые традиционно рассматриваются как стимул для данного акта, на самом деле информационно связано предыдущее поведение, в рамках которого эти изменения ожидалось и предвиделись в составе модели будущего результата – цели.

А что же с неожиданными изменениями? К каким модификациям на уровне последовательности поведенческих актов может привести изменение среды, которое не предвиделось в рамках предшествующего ему поведения и, следовательно, не является результатом последнего? Оно либо не изменит запланированной последовательности актов континуума (и в этом смысле «проигнорируется»), либо прервет ее, обусловив формирование разных, в зависимости от конкретной ситуации, видов поведения: повтор прерванного акта, формирование нового поведения, в том числе ориентировочно-исследовательского (см. гл. 10), и т.д. И опять все это поведение будет направлено в будущее, и его организация явится информационным эквивалентом будущего события.

Таким образом, поведение может быть охарактеризовано как континуум результатов [Анохин, 1978], а поведенческий акт рассмотрен как отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого [Швырков, 1978].

3. СИСТЕМНАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНА

3.1. Парадигма реактивности: нейрон, как и индивид, отвечает на стимул

Как мы уже отмечали, с позиций парадигмы реактивности поведение индивида представляет собой реакцию на стимул. В основе реакции лежит проведение возбуждения по рефлекторной дуге: от рецепторов через центральные структуры к исполнительным органам. Нейрон при этом оказывается элементом, входящим в рефлекторную дугу, а его функция – обеспечение проведения возбуждения. Тогда совершенно логично рассмотреть детерминацию активности этого элемента следующим образом: «...ответ на стимул, подействовавший на некоторую часть ее (нервной клетки. – Ю.А.) поверхности, может распространяться дальше по клетке и действовать как стимул на другие нервные клетки...» [Бринк, 1960, с.93]. Следовательно, в рамках парадигмы реактивности рассмотрение нейрона вполне методологически последовательно: нейрон, как и организм, реагирует на стимулы. В качестве стимула выступает импульсация, которую нейрон получает от других клеток, в качестве реакции – следующая за синаптическим притоком импульсация данного нейрона (рис. 14. 2).

К сожалению, такая методологическая последовательность отсутствовала в рамках парадигмы активности. Как правило, анализ «нейронных механизмов» целенаправленного поведения приводил авторов к тому, что мы называли ранее «уровневой эклектикой»: представлению о том, что индивид осуществляет целенаправленное поведение, а его отдельный элемент – нейрон – реагирует на приходящее к нему возбуждение – стимул. Важнейшей задачей стало устранение подобной эклектики.

Подход к нейрону как к проводнику возбуждения встречал возражения уже давно, например, со стороны Дж. Э. Когхилла, который, однако, не мог в отсутствие целостной и последовательной теории, вписывающейся в парадигму активности, дать решение, адекватное сформулированной задаче. Его нейрон реагирует «на окружающую среду так же, как живой организм» [Когхилл, 1934, с. 56]. Решающий шаг в направлении решения этой задачи был сделан П.К. Анохиным [1975], который в своей последней работе подверг аргументированной критике общепринятую, как он ее назвал, «проведенческую концепцию» нейрона, и предложил вместо нее системную концепцию интегративной деятельности нейрона.

Вне зависимости от конкретных, усложняющихся с развитием науки представлений о функционировании нейрона, в традиционном рассмотрении центральной оставалась идея об электрической суммации потенциалов на мембране нейрона. В соответствии с ней предполагалось, что возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы, возникающие на мембране постсинаптического («получающего») нейрона под действием пресинаптической импульсации за счет изменения ионных градиентов, суммируясь, действуют на генераторный пункт нейрона, продуцирующий распространяющиеся потенциалы действия – импульсы.

П. К. Анохин назвал парадоксальным перенос с нервного волокна на нейрон представления о проведении возбуждения как главной деятельности последнего. Если задача состоит лишь в том, чтобы передать возбуждение от одного нейрона к другому, то не ясно, для чего между входным и выходным импульсами «вставлены» сложные промежуточные этапы: выделение медиатора, его воздействие на субсинаптическую мембрану и химические превращения в ней. «Неужели для того, чтобы, начав с электрического потенциала терминали, сформировать в конце концов тот же спайковый потенциал, весьма сходный по своим физическим параметрам с потенциалом, пришедшим по аксонной терминали?» [Анохин, 1975, с. 368].

3.2. Парадигма активности: нейрон, как и индивид, достигает «результат», получая необходимые метаболиты из своей «микросреды»

Упомянутые ранее этапы приобретают смысл в том случае, если принять, что процесс, обеспечивающий переход от прек постсинаптическим образованиям, продолжается в непрерывную цепь химических процессов внутри нейрона и, главное, что все межклеточные контакты служат обмену метаболическими субстратами между контактирующими клеточными образованиями. Переход от «поведенческой концепции» к рассмотрению нейрона как организма, получающего необходимые ему метаболиты из окружающей «микросреды», и был тем шагом, который предопределил последующую разработку проблемы в направлении ее системного решения.

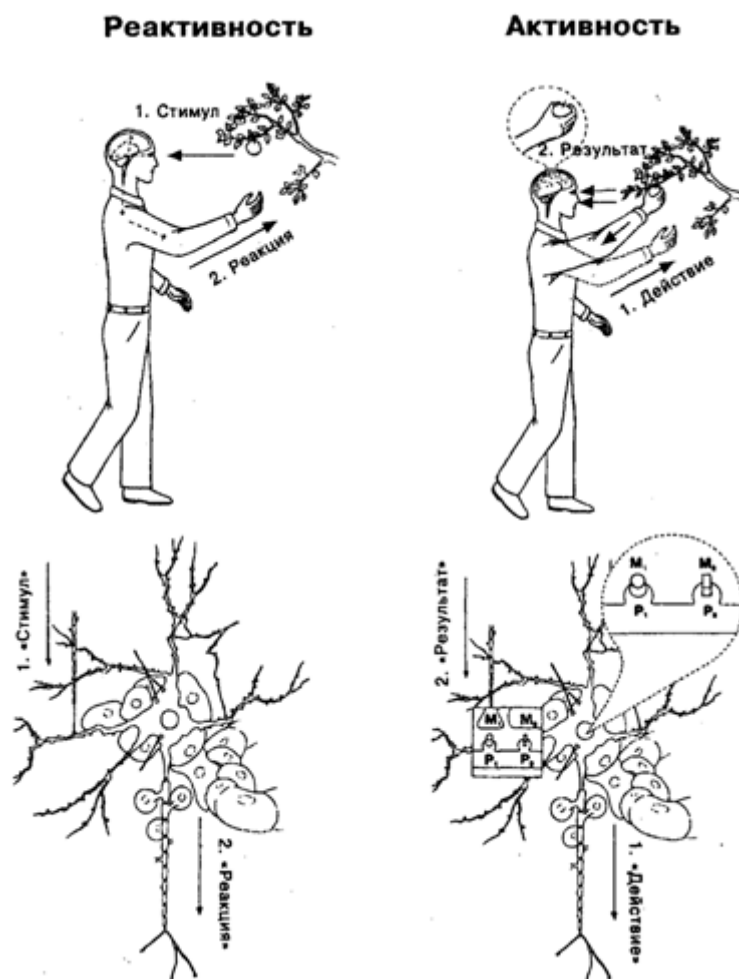


Рис. 14.2. Индивид и нейрон в парадигмах активности и реактивности

Цифрами на схеме обозначена последовательность событий. В соответствии с парадигмой реактивности за стимулом (1) следует реакция (2) – поведенческая у человека, импульсная у нейрона. В последнем случае в качестве стимула рассматривается импульсация нейрона, аксон которого (параллельный стрелке с надписью «Стимул») контактирует с дендритом реагирующего нейрона, окруженного глиальными клетками и соприкасающегося с кровеносным сосудом, который расположен над словом «Реакция». Реакция представляет собой импульсные разряды реагирующего нейрона. В соответствии с парадигмой активности действие (1) (поведенческое – у человека, импульсация – у нейрона) завершается достижением результата и его оценкой (2). Пунктирной линией обозначена модель будущего результата: для человека – контакт с объектом-целью, для нейрона – получение соответствующих метаболитов ($M1$ – от контактирующего нейрона; $M2$ – от соседней глиальной клетки), которые соединяются с рецепторами нейрона ($P1$, $P2$)

Необходимость дальнейшей разработки определялась тем, что в рамках концепции интегративной деятельности нейрона последовательность событий в принципе оставалась той же, что и в парадигме реактивности. В обоих случаях процесс начинался приходом возбуждения к нейрону и заканчивался генерацией этим нейроном потенциала действия. Разница, которую подчеркивал П.К. Анохин, состояла в том, какими процессами заполнялся интервал между действием медиатора на субсинаптическую мембрану нейрона и генерацией потенциала: химическими преобразованиями внутри нейрона в первом случае и электрической суммацией во втором.

Устранение эклектики и приведение представления о детерминации активности нейрона в соответствие с требованиями системной парадигмы было достигнуто отказом от рассмотрения активности нейронов как реакции на синаптический приток и принятием положения о том, что нейрон, как и любая живая клетка, реализует генетическую программу, нуждаясь при этом в метаболитах, поступающих к нему от других клеток [Швырков, 1995]. В связи с этим последовательность событий в деятельности нейрона становится аналогичной той, которая характеризует активный целенаправленный организм, а его импульсация – аналогичной действию индивида (см. рис. 14.2).

Активность нейрона, как и поведение организма, является не реакцией, а средством изменения соотношения со средой, «действием», которое обуславливает устранение несоответствия между «потребностями» и микросредой, в частности за счет изменений кровотока, метаболического притока от глиальных клеток и активности других нейронов. Эти изменения, если они соответствуют текущим метаболическим «потребностям» нейрона, приводят к достижению им «результата» (получение набора метаболитов, соединяющихся с его рецепторами; см. далее) и прекращению его импульсной активности. Предполагается, что несоответствие между «потребностями», определяемыми генетически, и реально поступающими метаболитами может иметь место как при генетически обусловленных изменениях метаболизма клетки, так и при изменении притока метаболитов от других клеток. Таким образом, нейрон – не «кодирующий элемент», «проводник» или «сумматор», а организм в организме, обеспечивающий свои «потребности» за счет метаболитов, поступающих от других элементов.

Следует подчеркнуть, что для последовательно системного понимания детерминации активности нейрона существенны оба компонента: признание направленности активности нейрона в будущее и ее обусловленности метаболическими «потребностями» нейрона. То, что только первого из них недостаточно, видно на примере интересной концепции гедонистического нейрона, разработанной А. Г. Клопфом [Klopf, 1982]. Утверждая, что целенаправленный мозг состоит из целенаправленных нейронов, А.Г. Клопф отвечает на вопрос о том, в чем нейроны нуждаются и как они это получают в соответствии со следующей логикой. Аристотель рассматривал получение удовольствия как главную цель поведения. Следовательно, организм гедонистичен. Нейрон есть организм. Следовательно, нейрон гедонистичен. «Удовольствие» для нейрона – возбуждение, а «неудовольствие» – торможение. Активация нейрона – «действие», обеспечивающее получение им возбуждения. Нейрон является гетеростатом, т.е. системой, направленной на максимизацию «удовольствия», т.е. возбуждения.

Таким образом, отсутствие второго из двух необходимых компонентов ведет к необходимости предположить наличие у нейрона довольно странных и экзотически аргументированных «потребностей», особенно если принять во внимание популярную концепцию «токсического перевозбуждения» (excitotoxic), в рамках которой сильное возбуждение нейронов рассматривается как причина их гибели.

В то же время наиболее часто у авторов отсутствует первый из компонентов, что при анализе нейронного обеспечения поведения ведет к рассмотрению сложных метаболических превращений внутри нейрона, главным образом как фактора, обеспечивающего проведение возбуждения и пластичность (модификацию проведения при разных видах научения). При этом сложнейшие механизмы изменения «белкового фенотипа» оказываются направленными, например на изменение чувствительности постсинаптической мембраны к пресинаптическому возбуждению.

3.3. «Потребности» нейрона и объединение нейронов в систему как способ их обеспечения

Охарактеризуем очень кратко некоторые существенные «потребности» нейрона. Они определяются необходимостью синтеза новых молекул, в том числе белков, расходуемых в процессе жизнедеятельности («типичная» белковая молекула разрушается в среднем через два дня после того, как она была синтезирована [Албертс и др., 1986]) или обеспечивающих структурные перестройки нейрона, которые имели место при научении. Для этого в том случае, если в клетке нет соответствующей информационной РНК, направляющей синтез белка в цитоплазме, экспрессируются (становятся активными, «выраженными») гены, среди которых выделяют гены «домашнего хозяйства» (универсальные «потребности» клеток), гены «роскоши» (специфические «потребности» клетки) или «ранние» и «поздние» гены, экспрессируемые на последовательных стадиях формирования памяти, и т.д. Как предполагается, именно усложнение процессов регуляции экспрессии генов, а не их количество определяет эволюционное усложнение живых систем [Албертс и др., 1986; Анохин, 1996].

Различие в экспрессии, а не потеря или приобретение генов, определяют различие специализации клеток организма. Особенно велики эти различия для клеток мозга, в которых экспрессируются десятки тысяч уникальных для мозга генов. Считается, что метаболическая гетерогенность нейронов, обусловленная генетически и зависящая от условий индивидуального развития, т.е. являющаяся результатом взаимодействия филогенетической памяти, лежит в основе разнообразия функциональной специализации нейронов и определяет специфику их участия в обеспечении поведения [Пигарева, 1979; Шерстнев и др., 1987; Александров, 1989; Швырков, 1995].

Роль большинства химических соединений, поступающих в «микросреду» клетки, сводится к изменению свойств и скорости синтеза имевшихся в ней белков или к инициации синтеза новых белков. Гидрофобные молекулы (например, стероидные или тиреоидные гормоны) могут проникать внутрь нейрона и соединяться там с рецепторами. Рецепторы – это, главным образом, белковые структуры, роль которых состоит в «узнавании» соответствующих молекул и обеспечении последующего развертывания тех или иных метаболических процессов. Но как влияют на метаболизм нейрона нейромедиаторы, выделяемые из терминалей контактирующих с ним нейронов и являющиеся гидрофильными молекулами, не проникающими в клетку и сразу разрушающимися после действия на мембрану данного нейрона? Отправной точкой этого действия является соединение медиатора с рецептором постсинаптической мембраны. Соединяясь со «своим» рецептором, медиатор не только изменяет проницаемость ионных каналов, но и оказывает влияние на внутриклеточные процессы, например синтез протеинкиназ – ферментов, фосфорилирующих белки.

Нейрон может обеспечить «потребности» своего метаболизма только объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему. Их взаимосодействие, совместная активность обеспечивает достижение результата – нового соотношения

целостного индивида и среды. «Изнутри», на уровне отдельных нейронов достижение результата выступает как удовлетворение метаболических «потребностей» нейронов и прекращает их активность. Такой подход к пониманию активности нейронов заставил применить для ее анализа вместо традиционных «постстимульных» гистограмм, выявляющих закономерные изменения активности нейрона после предъявления стимула, «предрезультатные» гистограммы, которые позволяют обнаружить нейроны, импульсная активность которых закономерно увеличивается при реализации поведения, направленного на получение данного результата, и прекращается при его достижении.

3.4. Значение системного понимания детерминации активности нейрона для психологии

Итак, поскольку системная психофизиология отвергает парадигму реактивности, основывая свои положения на представлении об опережающем отражении, о направленной в будущее активности не только индивида, но и отдельных нейронов, постольку она обеспечивает для психологии, оперирующей понятиями активности и целенаправленности, возможность избавиться от эклектических представлений, часто появляющихся при использовании материала нейронаук.

4. СУБЪЕКТИВНОСТЬ ОТРАЖЕНИЯ

4.1. Активность как субъективное отражение

Рассмотрение соотношения индивида и среды с позиций ТФС уже давно привело к заключению о том, что поведенческий континуум целиком занят процессами организации и реализации функциональных систем (см. рис. 14.1), причем специального временного интервала для процессов обработки сенсорной информации не обнаруживается [Швырков, Александров, 1973]. Представление о том, что индивид не реагирует на стимулы, кодируя и декодируя информацию об их свойствах, а реализует активность, которая направлена в будущее, т.е. опережающее отражение, связанное с формированием внутренней субъективной модели будущего события, – результата, с необходимостью требует признания отражения субъективным.

На начальных этапах формирования системной психофизиологии казалось обоснованным представление о том, что коротколатентные активации некоторых нейронов могут быть сопоставлены с кодированием физических параметров стимула для последующего сличения с имеющейся в памяти моделью [Александров, 1971]. Однако скоро стало ясно, что даже самые ранние активации нейронов в поведенческом акте – не кодирование, а уже результат сличения с субъективными моделями, сформированными в рамках предыдущего акта континуума [Швырков, Александров, 1973; Швырков, 1978].

Сказанное находится в соответствии с положением о «пристрастности» отражения среды, о зависимости последнего от целей поведения и имеющегося у индивида опыта. Это свойство психического отражения обозначается как субъективность и предполагает несводимость описания отражения к языку сенсорных модальностей, выражающих в «сенсорном коде» физические параметры объектов [Леонтьев, 1975; Ломов, 1984, и др.].

В четкой форме опережающий характер отражения представлен в когнитивной психологии концепцией У. Найссера [1981], который считает, что образы не «картинки в голове», появляющиеся после действия сенсорных стимулов, а «предвосхищения будущего». Автор подчеркивает, что предвосхищение не обязательно является

реалистическим. Действительно, мы можем рассмотреть наш опыт как состоящий из актов-гипотез, включающих параметры планируемых результатов, отношения между ними, пути их достижения и т.д. Гипотезы тестируются во внутреннем и внешнем планах. И хотя можно полагать, что отбор из ряда «пробных» актов «удачного», попадающего в видовую память [Швырков, 1995], определяется соответствием гипотезы реальным свойствам и закономерностям среды, тем не менее возможность достижения конкретным индивидом в том или ином поведенческом акте требуемого соотношения организма и среды, т.е. результата, не означает, что данная удачная гипотеза целиком базируется на упомянутых свойствах и закономерностях.

В экологической психологии убедительные аргументы против того, что среда состоит из стимулов и отображается как «картинка», рассматриваемая гомункулюсом, приведены Дж. Гибсоном [1988]. Им разработана стройная теория, которая, как справедливо замечает А.Д. Логвиненко (см. в [Гибсон, 1988, с. 17]), в руководствах либо игнорируется, либо искажается до неузнаваемости в связи с невозможностью ее ассимилировать, оставаясь в рамках традиционной парадигмы. И это не удивительно, так как принципиальными положениями этой теории является отрицание не только схемы «стимул-реакция», но и самого понятия «стимул». Автор отвергает также идею о необходимости обработки и передачи сенсорной информации – ее некому принимать. Далее мы еще вернемся к теории Дж. Гибсона.

4.2. Физические характеристики среды и целенаправленное поведение

Более 30 лет назад Дж. Леттвин и др. [1963], изучив связь активности нейронов сетчатки лягушки с ее поведением, сформулировали в очень яркой форме свое представление о том, что выделяет организм в среде: «Лягушки интересуются жуками и мухами, в то время как границы и углы интересуют только ученых». Еще раньше в гештальтпсихологии были обоснованы положения о том, что среда должна определяться не физически, а психобиологически [Левин, 1980] и что целостное восприятие не составляется из отдельных элементарных «кусков» [Вертгеймер, 1980]. «Куски», т.е. физические характеристики, в соответствии с которыми ранжируются стимулы и связь с которыми устанавливается при анализе активности нейронов или отчетов испытуемых, появляются в результате специального поведения, направленного на выделение этих характеристик: классификация и сравнение объектов (например, в науке, искусстве и т.п.). Следует согласиться с Дж. Гибсоном [1988] в том, что объект не складывается из качеств, но мы можем выделить их, если это необходимо для целей эксперимента. На что же мы дробим среду, что выделяем в ней, если не упомянутые физические характеристики?

С позиций парадигмы активности с давних пор представлялось очевидным, что из среды активно «отбирается» индивидом то, что может быть использовано для достижения цели [Dewey, 1969], причем количество объектов, которые может различить индивид, равно количеству функций, которые он может реализовать [Uexkull, 1957]. Анализ среды как обеспечивающей активность индивида в ней дан в теории «affordance» [Гибсон, 1988]. Неологизм «affordance» (эффорданс) – существительное, образованное Дж. Гибсоном от глагола afford – предоставлять, разрешать. Эффордансы – это то, что окружающий мир предоставляет индивиду, чем он его обеспечивает для совершения того или иного поведения. Эффордансы нельзя предъявить индивиду, так как они не являются стимулами, можно лишь обеспечить их наличие. Автор считает, что индивид соотносится не с миром, описываемым в физических терминах, а с экологическим миром. Он понимает экологическую нишу вида как набор эффордансов. Понятие «эффорданс» подразумевает взаимодополняемость мира и индивида. Дж. Гибсон отмечает, что понимает под ним «нечто, относящееся одновременно и к окружающему миру, и к животному таким

образом, который не передается ни одним из существующих терминов» [Гибсон, 1988, с.188].

4.3. «Дробление» среды индивидом определяется историей их соотношения

Как мы уже знаем, основным понятием в ТФС является результат, под которым понимается соотношение организма и среды и который, следовательно, так же как эффорданс, относится одновременно к окружающему миру и к индивиду. Однако, в отличие от эффорданса, результат, как и валентность у К. Левина [1980], включает субъективный компонент, от которого отказывается Дж. Гибсон, постулируя независимость эффордансов от потребностей и опыта наблюдателя. Именно поэтому для ответа на вопрос о том, как дробит среду индивид и как она представлена в его субъективном мире, мы должны дополнить экологический мир субъективным компонентом, т.е. подчеркнуть аспект использования эффордансов индивидом.

При этом оказывается, что среда дробится тем или иным образом в соответствии с опытом совершения индивидом тех или иных поведенческих актов на протяжении его индивидуального развития. Индивид отражает не внешний мир как таковой, а историю своих соотношений с миром. Описание среды индивидом основано на оценках его соотношения с объектами-целями поведенческих актов, т.е. на оценках результатов. Образно говоря, можно рассматривать жизнь индивида как «ассимиляцию» экологического мира, превращающую для индивида экологический мир в мир результатов. Продолжая данную логику, можно заключить, что среда представлена для индивида результатами реализованных актов.

В этой части излагаемая здесь система представлений довольно близко примыкает к концепции У.Матурана [1996], который считает, что мнение об организме, имеющем входы и выходы, и о нервной системе, которая кодирует информацию об окружающей среде, не выдерживает критики. Автор справедливо утверждает, что состояния активности репрезентируют отношения (между организмом и средой), а не являются описанием окружающей среды. Это описание может быть дано исключительно в терминах, содержащихся в «когнитивной области наблюдателя», – в терминах поведения организма.

4.4. Зависимость активности центральных и периферических нейронов от цели поведения

Убедительные примеры того, как субъективность отражения проявляется в организации активности мозга, можно получить при анализе зависимости от целей поведения активности нейронов «сенсорных» структур, которую принято считать детерминированной модально-специфической стимуляцией.

Одним из способов изучения процессов обработки сенсорной информации является тестирование рецептивного поля нейрона, под которым понимается участок рецептивной поверхности, занимаемый совокупностью рецепторов, при стимуляции которых изменяется активность определенного нервного элемента (см. гл. 3). С точки зрения ТФС связь активности нейрона со стимуляцией данной рецептивной поверхности показывает, что одним из условий, при котором данный нейрон вовлекается в достижение результата поведения, является контакт объектов среды с этой поверхностью [Швырков, 1978; Александров, 1989].

В экспериментах многих авторов показано, что при изменении цели поведения, реализуемого животным, рецептивное поле нейрона может изменяться по свойствам или

даже «исчезать» (см. в [Александров, 1989]). Так, при сравнении активности одного и того же нейрона сенсорных областей коры мозга в разных поведенческих актах обнаруживается, что активация данного нейрона (повышение частоты его импульсной активности) может возникать при контакте объектов среды с соответствующей рецептивной поверхностью в одном поведении, но не в другом – «исчезновение» рецептивного поля. Следовательно, характеристики активности и набор вовлеченных нейронов сенсорных структур зависят от цели поведения, изменяясь при изменении цели даже в условиях постоянства «специфической стимуляции».

Зависит ли от цели поведения активность периферических сенсорных элементов – рецепторов? Традиционная точка зрения о ригидной периферии и пластичном центре (см. в параграфе 1 о «центрально-периферической» эклектике) предполагает отрицательный ответ на этот вопрос. В то же время понимание того, что организация процессов в функциональной системе детерминирована результатом и что система является не центральным, а общеорганизменным образованием, предполагает наличие подобной зависимости. Это предположение было подтверждено в экспериментах с регистрацией активности механорецептивных волокон лучевого нерва человека [Alexandrov, Jarvilehto, 1993]. Оказалось, что при одинаковом давлении плексигласового зонда на участок кожи руки в области рецептивного поля данного механорецептора характеристики активности последнего зависят от цели поведения испытуемого. Зависящие от цели изменения характеристики активности рецепторов при постоянстве физических свойств среды определяются эфферентными влияниями. Эти влияния оказываются через эфферентные волокна – аксоны нейронов центральной нервной системы, направляющиеся к исполнительным органам и периферическим сенсорным аппаратам.

Если мы утверждаем, что активность любой клетки, в том числе и нейрона сенсорной структуры, «целенаправленна» и не детерминирована специфическим «сенсорным входом», то следует ожидать, что она будет возникать при достижении соответствующего результата и в условиях искусственной блокады данного входа. Действительно, обнаружено, что для возникновения у нейронов зрительной коры и ганглиозных клеток сетчатки активации, приуроченных ко всем этапам реализуемого поведения, не нужен контакт со «зрительной средой» (контакт устранялся закрыванием глаз животного с помощью светонепроницаемых колпачков; подробно см. в [Александров, 1989]). С нашей точки зрения, эти результаты можно рассматривать, как сильный аргумент в пользу представления о «целенаправленности» активности нейронов.

4.5. Значение эфферентных влияний

Связь активности ганглиозных клеток сетчатки с поведением при закрытых глазах обусловлена уже упоминавшимися эфферентными влияниями. Еще в начале нынешнего столетия С. Рамон-и-Кахал высказал предположение о том, что эфферентные влияния регулируют возбудимость рецепторов, и связал их функцию с механизмами внимания. В 40-е гг. в нашей стране П.Г. Снякиным (1971) была разработана концепция функциональной мобильности рецепторов, в соответствии с которой изменение их чувствительности, обусловленное эфферентной активностью, рассматривалось как механизм настройки анализаторов на восприятие модально-специфических стимулов. С тех пор существенного прогресса в понимании значения эфферентных влияний не произошло. Вместе с тем данные о появлении активации ганглиозных клеток сетчатки и других периферических сенсорных элементов в отсутствии стимулов специфической модальности позволяют считать, что роль эфферентных влияний не может быть сведена к модуляции ответов периферических сенсорных элементов на специфическую стимуляцию. В рамках ТФС развито представление [Александров, 1989] о том, что

эфферентные влияния отражают процесс согласования активности периферических и центральных элементов. Этот процесс необходим потому, что только их совместная активность (взаимосодействие) как в условиях контакта со средой специфической модальности, так и вне его может обеспечить достижение результата, а следовательно, и удовлетворить метаболические «потребности» клеток обеих групп (см. параграф 3).

5. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА И ЗАДАЧИ СИСТЕМНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

В настоящем параграфе мы ответим на перечисленные далее вопросы. Как зависят задачи психофизиологии от методологических установок? Существует ли среди них специфическая задача психофизиологии в общей проблематике психологии? Если да, то в чем она состоит, в рамках какой методологии может быть сформулирована и каково значение ее решения для психологии?

С позиций бихевиоризма можно полагать, что «рассмотрение проблемы «дух–тело» не затрагивает ни тип выбираемой проблемы, ни формулировку решения этой проблемы» [Уотсон, 1980, с.25]. Мы считаем, что именно от решения этой проблемы зависит понятийный аппарат исследования, его задачи и методы. Именно поэтому ответы на поставленные вопросы мы дадим в контексте решения психофизиологической проблемы.

5.1. Коррелятивная психофизиология

Традиционные психофизиологические исследования проводятся, как правило, с позиций «коррелятивной (сопоставляющей) психофизиологии». В этих исследованиях психические явления напрямую сопоставляются с локализуемыми элементарными физиологическими явлениями. Задачей подобных исследований, формулируемой, как правило, в терминах парадигмы реактивности, является разработка представлений о физиологических механизмах психических процессов и состояний. В рамках подобных представлений «психические процессы» описываются в терминах возбуждения и торможения мозговых структур, свойств рецептивных полей нейронов сенсорных структур и т.п. Решение задач коррелятивной психофизиологии не требует какой-либо специальной методологии, которая могла бы, по выражению П.К. Анохина, стать «концептуальным мостом» между психологией и физиологией. Если психолог при изучении восприятия сложных зрительных паттернов регистрирует какой-либо электрофизиологический показатель или нейрофизиолог при обсуждении свойств активности нейронов сенсорных структур использует термины «восприятие», «образ» и т.п., то их работы могут рассматриваться как психофизиологические с позиций коррелятивной психофизиологии. Коррелятивная психофизиология неоднократно подвергалась аргументированной критике как со стороны психологов, так и со стороны психофизиологов [Гиппенрейтер, 1988; Швырков, 1989, 1995; Александров, 1995 и др.].

5.2. Варианты традиционного решения психофизиологической проблемы

Принципиальным недостатком коррелятивной психофизиологии является прямое сопоставление психического и физиологического, что с точки зрения психологии малопродуктивно [Шадриков, 1982; Рубинштейн, 1989; Ярошевский, 1996] и неизменно приводит к рассмотрению психологических и физиологических процессов как тождественных, параллельно протекающих (при этом психика оказывается эпифеноменом) или взаимодействующих (при этом допускается действие нематериальной психики на материю мозга). Названные варианты решения психофизиологической

проблемы существуют уже столетия, меняются лишь термины в рамках все тех же альтернатив [Леонтьев, 1975]. Так, например, дуализм Декарта, предполагающий воздействие психики на мозг через эпифиз (см. параграф 1), сменяется «триализмом» у К. Поппера и Дж. Экклса [Popper, Eccles, 1977]. Они выделяют три мира: а) Мир I – физических объектов и состояний (включающий неорганические и биологические структуры, в том числе мозг); б) Мир II – состояний психического (включающий субъективные знания, мышление, эмоции и т.д.) и в) Мир III – знаний в объективном смысле (который включает знания, зафиксированные на материальных носителях, и теоретические системы). Мир I взаимодействует с Миром II, а Мир II с Миром III. Воздействие психики на мозг осуществляется в области синапсов.

Пытаясь избежать методологических проблем подобного рода, Г. Спенсер [1897] и В. М. Бехтерев [1991] утверждали, что субъективное и объективное являются характеристиками единого процесса (у Бехтерева – нейропсихического). Что же это за процесс? Возможность рассмотрения в качестве такового рефлекторного процесса как обеспечивающего поведение, специфический язык которого может служить для перевода с психологического на физиологический язык и наоборот (см. в [Ярошевский, 1996]), отпадает, что следует из логики самой рефлекторной теории. В соответствии с ней несопоставимость «рефлекторного механизма, составляющего фундамент центральной нервной деятельности», и «психологических понятий» аргументируется пространственной локализацией первых и непространственным характером вторых [Павлов, 1949, с. 385].

В настоящее время, как отмечает П.С. Черчленд [Churchland, 1986], психологи и философы в качестве основного препятствия на пути к синтезу психологического и физиологического знания рассматривают эмерджентность психического, т.е. появление на уровне психического таких специфических качеств, которыми не обладает физиологическое. Системное решение психофизиологической проблемы, данное В.Б. Швырковым [1978, 1995], превращает эмерджентность, которая была пропастью, разделяющей психологию и нейронауки, в «концептуальный мост», объединяющий эти дисциплины и формирующий новое направление исследований – системную психофизиологию. В качестве «концептуального моста», соединяющего психологию и нейронауки, в системной психофизиологии использовано развитое в рамках ТФС представление о качественной специфичности, эмерджентности системных процессов, в которых для достижения результатов поведения организуются частные, локальные физиологические процессы, но которые несводимы к последним. С этих позиций, заменив рефлекторные механизмы поведения на системные, можно принять приведенное ранее положение о существовании специфического языка, связывающего психологию и нейронауки и относящегося к поведенческому уровню организации жизнедеятельности [Ярошевский, 1996].

5.3. Системное решение психофизиологической проблемы

Суть системного решения психофизиологической проблемы заключена в следующем положении. Психические процессы, характеризующие организм и поведенческий акт как целое, и нейрофизиологические процессы, протекающие на уровне отдельных элементов, сопоставимы только через информационные системные процессы, т.е. процессы организации элементарных механизмов в функциональную систему. Иначе говоря, психические явления могут быть сопоставлены не с самими локализуемыми элементарными физиологическими явлениями, а только с процессами их организации. При этом психологическое и физиологическое описание поведения и деятельности оказываются частными описаниями одних и тех же системных процессов.

Психика в рамках этого представления рассматривается как субъективное отражение объективного соотношения организма со средой, а ее структура – как «система взаимосвязанных функциональных систем». Изучение этой структуры есть изучение субъективного психического отражения. Поскольку, исходя из сказанного, можно полагать, что психическое появляется в индивидуальном развитии вместе с функциональными системами, соотносящими организм со средой, постольку эти представления согласуются с гипотезой о том, что психика индивида зарождается еще в пренатальном (внутриутробном) периоде [Брушлинский, 1977].

Приведенное решение психофизиологической проблемы избегает

1. отождествления психического и физиологического, поскольку психическое появляется только при организации физиологических процессов в систему;
2. параллелизма, поскольку системные процессы есть процессы организации именно элементарных физиологических процессов;
3. взаимодействия, поскольку психическое и физиологическое – лишь аспекты рассмотрения единых системных процессов.

Интересно отметить, что уже в самое последнее время предлагается решать психофизиологическую проблему с привлечением концепции информации следующим образом. Физическое (мозговые процессы) и психическое рассматриваются как два базовых аспекта единого информационного состояния или, по крайней мере, «некоторого информационного состояния» [Chalmers, 1995]. Однако сразу возникает закономерный вопрос: какой именно информационный процесс обладает таким свойством? И этот вопрос оценивается как не менее трудный, чем сама исходная проблема [Crick, Koch, 1995]. Содержание настоящего параграфа позволяет дать на него определенный ответ.

5.4. Задачи системной психофизиологии и ее значение для психологии

Использование приведенного решения психофизиологической проблемы в системной психофизиологии в качестве одного из важнейших компонентов методологии позволяет избежать редукционизма и эклектики – частых следствий психофизиологических корреляций [Анохин, 1980; Зинченко, Моргунов, 1994], т.е. избежать именно тех ошибок, от которых избавляет использование методологически последовательного системного подхода [Брушлинский, 1990]. При этом системный язык оказывается пригодным для описания субъективного отражения в поведении и деятельности с использованием объективных методов исследования. Этот подход позволяет объединить психологические и естественнонаучные стратегии исследования в рамках единой методологии системной психофизиологии. Специфические задачи последней состоят в изучении закономерностей формирования и реализации систем, их таксономии, динамики межсистемных отношений в поведении и деятельности. Значение системной психофизиологии для психологии состоит в том, что ее теоретический и методический аппарат позволяет избавить последнюю от эклектики при использовании материала нейронаук (см. параграф 1) и описать структуру и динамику субъективного мира на основе объективных показателей, в том числе электро-, нейрофизиологических и т.п.

Аппарат системной психофизиологии может быть также применен для системного описания состояний субъективного мира, соответствующих тем или иным понятиям не только научной, но и обыденной психологии (см. Предисловие) [Александров, 1997], которые отражают важные в практическом отношении характеристики поведения

человека, такие, как, например «сомнение», «уверенность», «ненависть», «внимание» (см. гл. 9) и мн. др. Поскольку настроения, самооценка, поступки людей «определяются объективными законами субъективной реальности», постольку представляется очевидным, что изучение этих закономерностей в системной психофизиологии может быть чрезвычайно эффективным [Швырков, 1989].

5.5. Взаимосодействие коррелятивной и системной психофизиологии

В философии науки утверждается полезность сосуществования альтернативных теорий, способствующего их взаимной критике и ускоряющего развитие науки. Хорошим примером справедливости этого утверждения являются коррелятивная и системная психофизиологии. Несмотря на различие их задач и методологии, они взаимодействуют, являясь участниками общего процесса коэволюции психологии и нейронаук (см. Предисловие). В частности, выявление сходных положений при сравнении своих теоретических построений с формулируемыми в рамках другого направления и анализ причин подобного совпадения очень полезны для исследователя, так как способствуют сохранению целостности и последовательности системы развиваемых им представлений.

Конечно, взаимно используется и экспериментальный материал. Следует учесть, однако, что в случае, когда исследователь, получивший материал, протрактовал его в полном соответствии с методологическими требованиями своего направления, представитель другого направления, также желающий оставаться последовательным, должен использовать для заимствования процедуру «межпарадигмального перевода». Это объясняется тем, что факты, которыми оперируют ученые, есть эмпирические явления, протрактованные в терминах той или иной теории. Именно поэтому в рамках разных парадигм одно и то же явление превращается в разные факты [Черняк, 1986].

6. СИСТЕМОГЕНЕЗ

В предыдущем параграфе при формулировке задач системной психофизиологии не случайно на первое место поставлена задача изучения формирования систем. Мы увидим дальше, что история формирования поведения и деятельности лежит в основе закономерностей их реализации.

Идея развития, наряду с идеей системности, относится к основным идеям, лежащим в истоках ТФС. Обе они были воплощены в концепции системогенеза, которая развита с привлечением огромного экспериментального материала, накопленного при исследовании взаимосвязи процессов по формированию нервной системы и поведения. В этих исследованиях было обнаружено, что в процессе раннего онтогенеза избирательно и ускоренно созревают именно те элементы организма, имеющие самую разную локализацию, которые необходимы для достижения результатов систем, обеспечивающих выживание организма на самом раннем этапе индивидуального развития [Анохин, 1975].

6.1. Органогенез и системогенез

В отличие от концепции органогенеза, постулирующей поэтапное развитие отдельных морфологических органов, которые выполняют соответствующие локальные «частные» функции, концепция системогенеза утверждает, что гетерохронии в закладках и темпах развития связаны с необходимостью формирования не сенсорных или моторных, активационных или мотивационных, а «общеорганизменных» целостных функциональных систем, которые, как мы уже говорили, требуют вовлечения множества

разных элементов из самых разных органов и тканей. Образно говоря, если концепция органогенеза предполагает, что развитие – это поэтапное строительство дома (фундамент, стены, крыша и т.д.), то концепция системогенеза утверждает, что, в отличие от этого дома, живой «домик», хотя и усложняется, модифицируется в процессе онтогенеза, но на каждом этапе он – целый и имеет все те части, которые позволяют использовать его в качестве «дома», все более и более обустроенного.

Системогенетический анализ процессов развития раскрыл системный характер морфогенетических процессов и привел к формулировке следующих принципов.

1. *Принцип гетерохронной закладки компонентов функциональной системы.* За счет внутрисистемной гетерохронии – неодновременной закладки и разной скорости формирования различных по сложности компонентов функциональной системы (более ранняя закладка и формирование более сложных компонентов) – эти компоненты «подгоняются» к одновременному началу функционирования в рамках данной системы.
2. *Принцип фрагментации органа.* В связи с наличием межсистемной гетерохронии – формирования отдельных функциональных систем на последовательных этапах онтогенеза – состав данного органа в каждый момент развития неоднороден по своей зрелости. Наиболее зрелыми оказываются те элементы, которые должны обеспечить реализацию систем, формирующихся на наиболее ранних этапах. Так, например, у птенца формируется не внутреннее ухо и слуховая кора вообще, но в них избирательно и ускоренно созревают те элементы, которые оказываются чувствительными к частоте «пищевых» сигналов матери, т.е. элементы, необходимые для обеспечения ранних форм пищедобывательного поведения [Хаютин, Дмитриева, 1991].
3. *Принцип минимального обеспечения функциональных систем.* Функциональная система становится «продуктивной» (обеспечивающей достижение результата и имеющей все необходимые составляющие операциональной архитектоники (см. параграф 2) до того, как все ее компоненты получат окончательное структурное оформление.

6.2. Научение как реактивация процессов развития

В настоящее время становится общепризнанным, что многие закономерности модификации функциональных и морфологических свойств нейронов, а также регуляции экспрессии генов, лежащие в основе научения у взрослых, сходны с теми, что действуют на ранних этапах онтогенеза (см. в [Анохин, 1996]). Это дает авторам основание рассматривать научение как «реювенилизацию» или «реактивацию процессов развития», имеющих место в раннем онтогенезе. В рамках ТФС, наряду с признанием специфических характеристик ранних этапов индивидуального развития по сравнению с поздними [Александров, 1989; Шулейкина, Хаютин, 1989], уже довольно давно психофизиологами [Швырков, 1978], физиологами [Судаков, 1979] и психологами [Шадриков, 1982] было обосновано представление о том, что системогенез имеет место не только в раннем онтогенезе, но и у взрослых, так как формирование нового поведенческого акта есть формирование новой системы.

Позднее был сделан вывод о том, что принципиальным для понимания различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения является учет истории формирования поведения [Александров, Александров, 1980], т.е. истории последовательных системогенезов, и разработана системно-селекционная концепция научения [Shvyrkov, 1986]. Она представляет собой составную часть системно-эволюционной теории, которая сформулирована В.Б. Швырковым [1995] и является важнейшим компонентом

методологической базы системной психофизиологии. Основное содержание этой теории будет изложено в настоящем и в следующем параграфе.

6.3. Научение – селекция или инструкция?

Системно-селекционной концепции созвучны современные идеи о «функциональной специализации», пришедшие на смену идеям «функциональной локализации», и о селективном (отбор из множества клеток мозга нейронов с определенными свойствами), а не инструктивном (изменение свойств, «инструктирование» клеток соответствующими сигналами) принципе, лежащем в основе формирования нейронных объединений на ранних и поздних стадиях онтогенеза [Edelman, 1987]. Дж. Эдельмен приводит аргументы против инструктивного принципа, заключающиеся в том, что этот принцип требует точной копии каждого сигнала. Копия может формироваться новыми структурами, включающими старые компоненты, или совершенно новыми структурами. В первом случае необходим механизм высшего порядка (гомункулус) для различения старых и новых элементов; во втором случае система будет быстро истощена. Именно поэтому альтернативным вариантом является селекция. Принцип селекции означает, что в мозгу формируются группы нейронов, каждая из которых по-своему активируется при определенных изменениях внешней среды. Специфика группы обусловлена как генетическими, так и эпигенетическими модификациями, происшедшими независимо от упомянутых изменений. Когда происходит определенное изменение среды, оно приводит к отбору из числа имеющихся такой группы, которая, в терминах Дж. Эдельмена, может обеспечить надлежащую реакцию. Изменение среды и группа могут считаться соответствующими друг другу в том случае, если клетки последней отвечают на данное изменение более или менее специфично. Селекция имеет место уже при созревании мозга в раннем онтогенезе, в процессе которого множество (50% и более) нейронов гибнет. Отобранные же клетки составляют первичный ассортимент. Вторичный ассортимент, полагает Дж. Эдельмен, формируется в результате селекции, происходящей в процессе поведенческого взаимодействия со средой. Как справедливо считает Э.С. Рид [Reed, 1993], принятие положения о селекции как основе развития на всех его этапах устраняет дихотомию между созревaniem и научением.

Дж. Эдельмен проводит аналогию между селекцией нейронов, селекцией в эволюции и клональной селекцией в иммунологии. Гарантия успеха во всех случаях – предсуществующее многообразие нейронов, индивидов или лимфоцитов. Так, в иммунологии раньше считалось, что антиген «инструктирует», изменяет лимфоцит. Однако затем стало ясно, что антиген «отбирает» лимфоцит, обладающий соответствующими свойствами, и соединяется с ним. Отобранные лимфоциты начинают делиться, образуя популяцию однородных клеток (клон). В результате продукция необходимых в данном случае антител увеличивается в 10^5 – 10^6 раз.

В рамках системно-селекционной концепции научения формирование новой системы рассматривается как фиксация этапа индивидуального развития – формирование нового элемента индивидуального опыта в процессе научения. Известно, что как молекулярно-биологическое, так и морфологическое «обеспечение» достижения одного и того же результата нового поведенческого акта сразу после завершения обучения и через несколько часов или дней после этого существенно различаются [Роуз, 1995; Анохин, 1996]. Возможно, в процессе фиксации элемента опыта действует принцип минимального обеспечения систем (см. ранее). Сравнительный анализ нейронного обеспечения реализации данного элемента на ранней стадии его существования, когда упомянутая ранее модификация морфологических свойств нейронов еще не произошла, и на поздних стадиях, по-видимому, является актуальной задачей.

6.4. Системная специализация и системоспецифичность нейронов

Специализация нейронов относительно вновь формируемых систем – системная специализация – постоянна, т.е. нейрон системоспецифичен. В настоящее время обнаружены нейроны, специализированные относительно самых разнообразных элементов опыта: актов использования определенных слов у людей [Heit et al., 1988], актов «социального контакта» с определенными особями в стаде у обезьян [Perrett et al., 1996], актов инструментального поведения у кроликов [Александров, 1989; Швырков, 1989, 1995], актов ухода за новорожденными ягнятами у овец [Kendrick et al., 1992].

Селекция нейронов из резерва (ранее молчавших, неактивных клеток; подробнее см. в гл. 15) зависит от их индивидуальных свойств, т.е. от особенностей их метаболических «потребностей». Можно полагать, что именно нарастание разнообразия метаболических «потребностей» нейронов обуславливает филогенетическое усложнение поведения: белковый и пептидный состав нейронов усложняется в филогенезе (см. в [Шерстнев и др., 1987]).

Положение о селекции и системоспецифичности не означает абсолютной предопределенности: как в раннем онтогенезе селекция не означает полной готовности, предопределенности моделей результатов даже видоспецифических актов – они формируются в зависимости от особенностей индивидуального развития (см. в [Александров, 1989; Хаютин, Дмитриева, 1991]), так и у взрослого наличие групп нейронов со специфическими свойствами, которые могут быть отобраны при научении, по-видимому, означает возможность сформировать не определенный акт, а определенный класс актов. Выяснение границ и характеристик подобных классов – перспективная задача.

В процессе формирования индивидуального опыта вновь сформированные системы не сменяют предсуществующие, но «наслаиваются» на них. Что значит «не сменяют, но наслаиваются»? Ответ на этот вопрос будет дан в следующем параграфе.

7. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СУБЪЕКТИВНОГО МИРА ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

7.1. Историческая детерминация уровневой организации систем

Представления о закономерностях развития многими авторами разрабатываются в связи с идеями уровневой организации (см. в [Анохин, 1975, 1980; Роговин, 1977; Александров, 1989, 1995, 1997]). Процесс развития рассматривается как переход не от части к целому, но от одного уровня интегрированности к другому; причем формирование новых уровней в процессе развития не отменяет предыдущих [Бернштейн, 1966] и первые не вступают со вторыми в отношения доминирования управления–подчинения (исполнения) [Bunge, 1969].

В ТФС разработана концепция изоморфности иерархических уровней [Анохин, 1975]. Изоморфность уровней заключается в том, что все они представлены функциональными системами, а не какими-либо специальными процессами и механизмами, например периферического кодирования и центральной интеграции, классического обуславливания и инструментального обучения, регуляции простых рефлекторных и сложных произвольных движений и т.п. Независимо от уровня, системообразующим фактором для всех этих систем является результат. Фактором же, определяющим структурную

организацию уровней, их упорядоченность, является история развития [Александров, 1989]. Данное утверждение согласуется с представлением о преобразовании последовательности стадий психического развития в уровни психической организации. Это представление является стержнем концепции Я.А. Пономарева [1976] о превращении этапов развития явления в структурные уровни его организации. Ж. Пиаже также подчеркивал соответствие стадий развития уровням организации поведения, полагая при этом, что формирование нового поведения означает «ассимиляцию новых элементов в уже построенные структуры» [Пиаже, 1986, с. 240].

Наряду с изложенными идеями, высказываются также и мнения о том, что «истинное развитие» представляет собой не «наслоение», а смену одних образований другими (см. в [Роговин, 1977]). Однако эти мнения опровергаются данными многочисленных экспериментов. Так, обнаружено, что в основе образования нового элемента опыта лежит не «переспециализация» ранее специализированных нейронов, а, как уже говорилось, установление постоянной специализации относительно вновь формируемой системы части нейронов резерва. Именно поэтому новая система оказывается «добавкой» к ранее сформированным, «наслаиваясь» на них. В связи с этим появление клеток новой специализации приводит к увеличению общего количества активных в поведении клеток (см. гл. 15). Положения об увеличении количества активных клеток при обучении, а также о том, что при обучении происходит скорее вовлечение новых нейронов, чем переобучение старых, в последнее время находят подтверждение в работах ряда лабораторий [Wilson et al., 1993; Bradley et al., 1996]. Как же используются элементы опыта разного «возраста» в достижении результатов поведения?

7.2. Поведение как одновременная реализация систем разного «возраста»

Обнаружено, что осуществление поведения обеспечивается не только посредством реализации новых систем (рис. 14.3 НС), сформированных при обучении актам, которые составляют это поведение, но и посредством одновременной реализации множества более старых систем (рис. 14.3 СС), сформированных на предыдущих этапах индивидуального развития [Швырков, 1989, 1995; Александров, 1989, Александров и др., 1997]. Последние могут вовлекаться в обеспечение многих поведений, т.е. относиться к элементам индивидуального опыта, которые являются общими для разных актов (см. рис. 14.3).

Например, при захвате пищи, предъявленной после нажатия животным на педаль и находящейся в одной из двух имеющихся в экспериментальной камере кормушек, одновременно активны нейроны, принадлежащие к наиболее «древним» системам: они активируются при любом открывании рта (при захвате пищи, жевании, в оборонительном поведении и т.д.); нейроны, принадлежащие к системам, которые сформированы позже предыдущих, но до обучения животного инструментальному поведению в экспериментальной камере: они активируются только при открывании рта для захвата пищи, поданной в любой кормушке, на полу камеры, экспериментатором с руки и т.д.; наконец, нейроны, принадлежащие к наиболее новым системам, которые сформированы при обучении инструментальному поведению: они активируются только при определенном захвате пищи – из одной, но не из другой кормушки. Заметим, что если один и тот же нейрон вовлекается в разные акты, то характеристики его активации в этих актах различаются, так как в них он должен согласовывать свою активность с активностью разных наборов клеток [Александров, 1989].

Таким образом, системы, реализация которых обеспечивает достижение результата поведенческого акта, формируются на последовательных стадиях индивидуального развития, поэтому системная структура поведения отражает историю его формирования.

Иначе говоря, реализация поведения есть, так сказать, реализация истории формирования поведения, т.е. множества систем, каждая из которых фиксирует этап становления данного поведения.

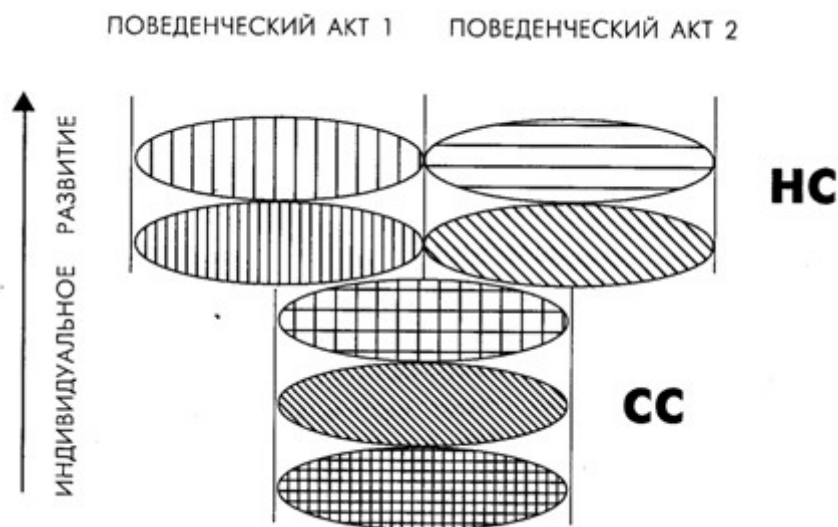


Рис. 14.3. Системная структура поведения

1,2– разные поведенческие акты; СС – «старые» системы; НС– «новые» системы. Стрелка обозначает ход индивидуального развития (см. параграф 7)

7.3. Структура субъективного мира и субъект поведения

Специализация нейронов относительно элементов индивидуального опыта означает, что в их активности отражается не внешний мир как таковой, а соотношение с ним индивида (см. также параграф 4). Именно поэтому описание системных специализаций нейронов оказывается одновременно описанием субъективного мира, а изучение активности этих нейронов – изучением субъективного отражения. В рамках такого описания субъективный мир выступает как структура, которая представлена накопленными в эволюции и в процессе индивидуального развития системами, закономерности отношений между которыми – межсистемные отношения – могут быть описаны качественно и количественно и которые можно, упрощая, свести к отношениям синергии и оппонентности, а субъект поведения – как весь набор функциональных систем, из которых состоит видовая и индивидуальная память. Состояние субъекта поведения при этом определяется через его системную структуру как совокупность систем разного филои онтогенетического возраста, одновременно активированных во время осуществления конкретного акта.

7.4. Динамика субъективного мира как смена состояний субъекта поведения

С этих позиций динамика субъективного мира может быть охарактеризована как смена состояний субъекта поведения в ходе разворачивания поведенческого континуума (см. рис. 14.1). Упомянутые ранее трансформационные (переходные) процессы теперь предстают как замену одного специфического для данного акта набора систем на другой набор, специфичный для следующего акта в континууме. Во время трансформационных процессов отмечается «перекрывание» активации нейронов, относящихся к предыдущему и последующему актам, а также активация «лишних» нейронов, не активирующихся в

упомянутых актах [Швырков, 1978, 1987; Гринченко, 1979; Максимова, Александров, 1987; см. также гл. 16].

«Перекрытие» может быть рассмотрено как «коактивация» нейронов, во время которой происходит согласовывание состояний одновременно активных клеток, принадлежащих к системам разных актов, которые связаны логикой межсистемных отношений. Вероятно, это согласовывание лежит в основе системных процессов, которые включают оценку индивидом достигнутого результата, зависимость от данной оценки организацию следующего акта и реорганизацию отношений между системами только что реализованного акта. Наличие активации «лишних» нейронов показывает, что данные процессы происходят с вовлечением и, возможно, с модификацией и остальных элементов опыта, представителями которых являются «нелишние» в действительности нейроны.

7.5. Модифицируемость системной организации поведенческого акта в последовательных реализациях

Еще Ф. Бартлетт предлагал полностью отбросить взгляды, в соответствии с которыми «воспроизведение из памяти» рассматривается как «повторное возбуждение неизменных «следов» [Bartlett, 1932, p. vi]. Позже было четко продемонстрировано, что не только сложные акты могут обнаруживать направленную динамику (совершенствоваться) в течение тысяч и даже миллионов реализаций, но даже простые акты являются «повторением без повторения» [Бернштейн, 1966б; Gottlieb et al., 1988].

Анализ активности системно специализированных нейронов показывает: как «мы никогда не имеем по-настоящему изолированные функциональные системы» [Анохин, 1975, с. 42], т.е. любой акт – одновременная реализация множества систем, так мы не имеем и изолированного извлечения из памяти (в «чистом виде») специфического набора систем, который соответствует данному акту. В связи с упоминавшимися ранее сложнейшими отношениями, которые существуют между элементами индивидуального опыта, и в зависимости от них, актуализация одного элемента «затрагивает» другие. Результат поведенческого акта достигается за счет актуализации множества связанных логикой межсистемных отношений элементов опыта, которые образовались при формировании разных актов. Процессам реализации одиночного акта поведения соответствует сложная и динамичная системная структура, представленная как системами, которые неизменно вовлекаются в его осуществление, так и системами, набор которых модифицируется от реализации к реализации данного акта, но которые неизменно вовлекаются в реализацию каких-либо других актов.

Модификация набора определяется невозможностью полного воспроизведения в повторных реализациях акта структуры межсистемных отношений. Каждый последующий акт отличается от предыдущего хотя бы уже потому, что ему предшествует большее количество реализованных актов, а следовательно, он может характеризоваться иным уровнем мотивации, степени автоматизированности и т.п. Кроме того, параметры полученного результата не «математически точно соответствуют заданным», но «всегда имеют множественный разброс около... предсказанного акцептором действия эталона» [Анохин, 1978, с. 275]. Таким образом, трансформационные процессы, в которых задается конкретная структура межсистемных отношений, не могут быть точной копией предыдущих. Следует учесть и необходимость срочных реорганизаций межсистемных отношений в связи с меняющимися условиями среды, в которых осуществляется поведение. Модификация набора актуализированных систем определяет изменчивость субъективного мира при повторных реализациях «одного и того же» действия. Изучение нейронной активности позволяет сделать закономерности актуализации отдельных

элементов опыта, лежащие в основе этой изменчивости, предметом строгого количественного анализа (см. гл. 15).

7.6. Человек и животное: системная перспектива

Ясно, что одной из главных целей изучения мозгового обеспечения формирования и реализации индивидуального опыта у животных является обнаружение таких закономерностей, которые могли бы быть использованы для разработки представлений о субъективном мире человека. Однако на традиционных путях достижения этой цели возникают существенные методологические препятствия; предполагается, что упомянутые закономерности могут существенно меняться от животного к человеку. В связи с этим высказывается следующая точка зрения: при изучении специфически человеческих функций, таких, например, как использование языка, данные, полученные в экспериментах с животными, не могут быть использованы [Tulving, Markowitsch, 1994]. Не отрицая специфики субъективного мира человека и понимая необходимость ее анализа [Швырков, 1985], можно вместе с тем считать приведенную ранее радикальную и довольно распространенную точку зрения следствием методологии парадигмы реактивности, в которой активирование отдельных структур мозга связывается с выполнением специфических функций, таких, как сенсорный анализ, генерация моторных программ, построение когнитивных карт и т.д. При этом, естественно, оказывается, что в экспериментах с животными нельзя изучать те специфические функции, под которые у них не существует специальных структур и механизмов.

В системной психофизиологии эти препятствия устраняются. С позиций развитой в ней системно-эволюционной теории активность нейронов связывается не с какими-либо специфическими «психическими» или «телесными» функциями, а с обеспечением систем, в которые вовлекаются клетки самой разной анатомической локализации и которые, различаясь по уровню сложности и качеству достигаемого результата, подчиняются общим принципам организации функциональных систем [Анохин, 1975, 1978]. Именно поэтому системные закономерности, выявленные при изучении нейронной активности у животных, могут быть применены для разработки представлений о системных механизмах формирования и использования индивидуального опыта в разнообразной деятельности человека, например в описанной в следующем параграфе задаче категоризации слов родного и иностранного языка [см. и ср. с точкой зрения Tulving и Markowitsch], а также в операторских задачах, в совместной игровой деятельности у детей и взрослых, в ситуации ответа испытуемых на тестовые вопросы психодиагностических методов [Безденежных, Пашина, 1987б; Александров, 1997; Александров и др., 1997; см. также гл. 16].

Существование наряду с общесистемными закономерностями и специфики человеческого опыта можно особенно ярко продемонстрировать, сравнив у человека и животных только что рассмотренные трансформационные процессы, которые включают оценку результата [Alexandrov, 1996]. Заметим, что именно эти процессы приводил в пример П.К. Анохин [1978, с. 397], постулируя изоморфность системных механизмов (операциональной архитектоники систем) и различное их «заполнение» у человека и животного.

Конечно, оценка результатов поведения осуществляется как животными, так и человеком. Однако состав индивидуального опыта, вовлекаемого в этот процесс, у них различен. Животное использует лишь опыт своих собственных отношений со средой или, возможно, в особых случаях опыт особи, с которой оно непосредственно контактирует. Человек же использует опыт всего общества, опыт поколений. У человека индивидуальный опыт включает специфические элементы, являющиеся трансформированными единицами

общественного опыта [Рубинштейн, 1989], знаниями, которые усвоены им в процессе индивидуального развития [Симонов, 1993]. Использование этих трансформированных единиц означает, что, оценивая результаты своего поведения, человек как бы смотрит на себя «глазами общества» и «отчитывается» ему. Специальный инструмент трансформации и отчета – это речь.

Очевидно, что наиболее адекватным психофизиологическим методом исследования субъективного мира человека, предоставляющим возможность прямого описания таксономии и отношений между элементами опыта, был бы анализ динамики активности нейронов, специализированных относительно систем разного возраста [Швырков, 1995]. Однако по целому ряду этических и методических причин наиболее распространенным методом изучения активности мозга у человека продолжает оставаться анализ ЭЭГ, наряду с другими методами картирования мозга (см. гл. 2, 16). В.Б. Швырковым были теоретически и экспериментально обоснованы положения о соответствии компонентов ЭЭГ-потенциалов разрядам нейронов и динамике системных процессов на последовательных этапах реализации поведения, в том числе переходным процессам, и о неправомерности классификации потенциалов как сенсорных, моторных, когнитивных и т.д. [Швырков, 1978, 1987]. Кроме того, была также показана связь нейронов различной системной специализации с колебаниями ЭЭГ [Гаврилов, 1987]. В рамках упомянутых представлений знания о связи ЭЭГ и активности нейронов с динамикой системных процессов, полученные в экспериментах на животных, могут служить основой для использования регистрации суммарной электрической активности мозга в решении задач системной психофизиологии, относящихся к изучению закономерностей формирования и реализации индивидуального опыта у человека [Швырков, 1978, 1987; Александров и др., 1997; см. также параграф 8 настоящей главы и гл. 16].

7.7. Направления исследований в системной психофизиологии

Теоретический и методический аппарат качественного и количественного анализа системных процессов, лежащих в основе формирования и реализации индивидуального опыта в норме и его реорганизации в условиях патологии (см. параграф 8), позволяет объединить в рамках системной психофизиологии исследования самого разного уровня: от клеточных и субклеточных механизмов формирования новых системных специализаций и межсистемных отношений; отражения истории обучения и межвидовых различий в системной организации активности нейронов; характеристик нейронных механизмов модификации и использования предсуществующих элементов опыта в рамках вновь формируемых потребностей до системной организации высокой низкоэффективной операторской деятельности и динамики ее усовершенствования; закономерностей формирования и реализации индивидуального опыта в деятельности, предполагающей субъектно-субъектные отношения; особенностей структуры индивидуального опыта, опосредующей валидные формы отчетной деятельности испытуемых. К актуальным для дальнейшего развития системной психофизиологии направлениям исследований, кроме уже упоминавшихся в этом и предыдущем параграфах, также можно отнести исследования генетической детерминации системной специализации нейронов, системных закономерностей категориального обучения, социальных детерминант структуры индивидуального опыта и др.

8. ПРОЕКЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА НА СТРУКТУРУ МОЗГА В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

8.1. Зависимость проекции индивидуального опыта от особенностей индивидуального развития

Из всего сказанного ранее с очевидностью следует, что с позиций системной психофизиологии проблема «локализации психических функций» должна быть переформулирована как проблема проекции индивидуального опыта на структуры мозга [Швырков, 1995].

Яркие данные в пользу зависимости корковых проекций от особенностей ранних этапов индивидуального развития были получены Д.Н. Спинелли [Spinelli, 1978], который обнаружил, что обучение котят оборонительным движениям передней лапы приводит к увеличению, по сравнению с контролем, количества нейронов, имеющих рецептивные поля на этой лапе; область ее представительства в соматосенсорной коре существенно расширяется. Позднее было обнаружено, что обусловленное обучением формирование рецептивных полей нейронов с характеристиками, соответствующими свойствам распознаваемых объектов, имеет место и у взрослых [Tanaka, 1993]. В настоящее время не вызывает сомнений, что рецептивные поля и «корковые карты» могут модифицироваться в течение всей жизни [Wall, 1988], хотя объем этих модификаций в разном возрасте может быть различным. Так, показано, что представительство пальцев левой руки у музыкантов, играющих на струнных инструментах, расширено (по сравнению с контролем) тем сильнее, чем в более раннем возрасте началось обучение игре на музыкальных инструментах [Elbert et al., 1995].

Ранее мы уже отмечали, что с точки зрения ТФС при тестировании рецептивных полей нейронов выявляется их вовлечение в обеспечение систем тех или иных поведенческих актов (см. параграф 4). В связи с этим представленные ранее данные можно рассматривать как указание на то, что проекция индивидуального опыта на структуры мозга животных и человека изменяется в процессах системогенеза на всех стадиях индивидуального развития и зависит от особенностей последнего.

8.2. Паттерны системной специализации нейронов разных структур мозга

Для того чтобы получить данные, непосредственно характеризующие проекцию тех или иных элементов опыта на структуры мозга, необходимо сопоставить паттерны системной специализации нейронов этих структур. Под паттерном системной специализации нейронов данной области мозга понимается конкретный состав систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, и количественное соотношение нейронов, принадлежащих к разным системам. Сопоставление паттернов специализации нейронов лимбической и моторной коры кролика на последовательных стадиях обучения инструментальному поведению (нажатия на педали для получения пищи в автоматически предъявляемой кормушке) показало, что паттерны изменяются, причем в разной степени в сравниваемых областях коры. Изменение происходит за счет появления после обучения (например, нажатие на педаль) новой группы активных нейронов, специфически связанных с этим актом. Подобных клеток в лимбической коре появляется достоверно больше, чем в моторной. Поэтому результирующие паттерны специализации нейронов этих структур кардинально различаются. Хотя нейроны одной специализации есть в разных структурах, но эти структуры различаются по соотношению специализаций: в лимбической коре, как и в гиппокампе (рис. 14.4 I), значительно больше нейронов новых специализаций, чем в моторной коре.

Эксперименты, в которых анализировалась системная специализация нейронов многих центральных и периферических структур мозга, показали, что в целом нейроны новых

специализаций максимально представлены в коре мозга (хотя, как это было только что показано, отдельные ее области могут сильно различаться по этому параметру) и в меньшей степени или совсем отсутствуют в ряде филогенетически древних и периферических структур. Нейроны же более «старых» специализаций в значительном количестве представлены как в корковых, так и в других структурах. Можно полагать, что специфика проекции на структуры мозга зависит от специфически метаболических «потребностей» (см. параграф 3). Эти свойства определяют вовлечение нейронов данной структуры в формирование данной системы.

8.3. Изменение проекции индивидуального опыта от животного к человеку

В качестве основного критерия эволюционных преобразований мозга рассматривается развитие его коры. Как изменяется проекция опыта на корковые структуры в процессе исторического развития от животного к человеку? В филогенезе нарастают прямые связи между периферическими, спинномозговыми элементами и корой, что связывается с увеличением выраженности эффектов ее повреждения в эволюционном ряду. Это позволяет говорить о «прогрессивной кортикализации функций» [Лурия, 1973]. С позиций ТФС кортикализация была интерпретирована в терминах системной специализации нейронов [Александров, 1989] как увеличение пропорции нейронов, принадлежащих к более старым системам в первичных проекционных областях коры. Таким образом, паттерн специализации «одной и той же» области мозга, а, следовательно, и ее роль в обеспечении поведения изменяется в филогенезе.

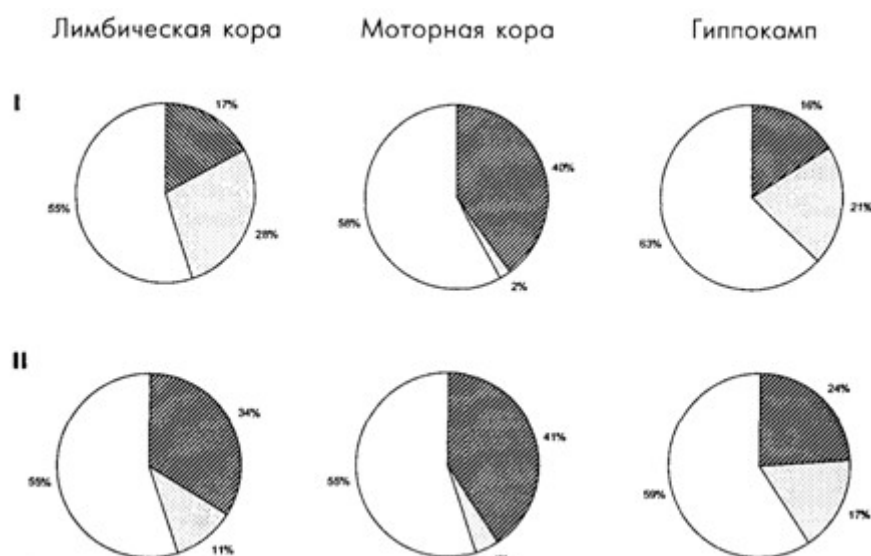


Рис. 14.4. Паттерны системной специализации нейронов разных структур мозга

Относительное количество активных нейронов, принадлежащих к новым системам, сформированным при обучении кроликов в экспериментальной клетке (сектор, заполненный точками); нейронов, принадлежащих к более «старым» системам, сформированным на предыдущих этапах индивидуального развития (линейная штриховка), и невовлекающихся нейронов, т.е. не дающих постоянных активации в связи с тем или иным этапом поведения (незаштрихованный сектор) в лимбической, антеролатеральной моторной областях коры и в гиппокампе в контроле (I) и после острого введения алкоголя (II; этанол, 1 г/кг).

Параллельно с упомянутой модификацией первичных областей происходит бурное развитие вторичных и третичных («гностических», «специфически человеческих»)

областей коры мозга; при этом относительные размеры первичных областей уменьшаются. За счет этого развития увеличивается представленность в коре нейронов, принадлежащих к системам нового, наиболее сложного индивидуально специфического поведения, которое у человека включает использование трансформированных единиц общественного опыта (см. параграф 7).

8.4. Изменение проекции индивидуального опыта в условиях патологии

Проекция опыта на структуры мозга может изменяться не только при нормальном ходе индивидуального развития. Повреждающие воздействия, такие, например, как перерезка нервов или ампутация пальцев, заставляющие перестроить поведение, также приводят к модификации рецептивных полей и соответствующим изменениям «корковых карт» [Wall, 1988]. У бинокулярно депривированных после рождения животных и у слепых людей зрительное представительство уменьшается по сравнению с нормой, в то время как тактильное и слуховое – увеличивается [Rauschecker, 1995].

Сказанное ранее свидетельствует в пользу справедливости положения о том, что для полного понимания развития психики, ее внутренней структуры и нейрональных основ необходимо учитывать материал патологии [Лурия, 1973; Зейгарник, 1986]. В противном случае останутся вне проблемного поля те «законные вариации нормальных процессов» [Goldstein, 1933; Давыдовский, 1969], которые традиционно относятся к патологии и акцентирование внимания на специфике которых, в сравнении с «нормой», обусловлено потребностями практики. В действительности же эти процессы являются не хаосом, дезорганизацией, нарушением функций, «ненормальностью» или чем-то в этом роде, а выработанной в эволюции формой приспособления индивида, которая оказывается хотя и «новым порядком движений и вещей», но при этом принципиально тождественной нормальным формам [Давыдовский, 1969].

Первый систематический анализ амнезий, который позволил сформулировать представления об организации памяти, основанные на данных об ее повреждении, был, по мнению Л. Р. Сквайра, проведен в прошлом веке французским философом и психологом Т. Рибо (T. Ribot). Затем эта линия исследований была продолжена многими авторами. Клинический материал, демонстрирующий различие характера амнезий после поражения разных структур мозга, который был протрактован в терминах реализации этими структурами специфических функций, лег в основу современных представлений о множественности «систем памяти». Наиболее признанной их классификацией является предложенное Л.Р. Сквайром [Squire, 1994] деление на две большие группы «систем»: декларативная память (относящаяся к тому материалу, о котором субъект может сообщить, дать отчет), и недеklarативная память (характеризующая неосознаваемый материал; см. гл. 6). Предполагается, что разные «системы памяти» могут лежать в основе разного поведения.

Трудно дать однозначную трактовку в терминах системной психофизиологии всей совокупности материала, накопленного в рамках этого направления (в связи с его разнородностью, а также в связи с тем, что при локальных поражениях мозга можно локализовать симптом, а не функцию, и, наконец, в связи с тем, что повреждение мозга означает не просто изъятие его части, а реорганизацию проекции опыта на интактные области). Так, например, после двухстороннего разрушения зрительной области коры паттерн специализации нейронов моторной коры изменяется: доля нейронов, специализированных относительно новых систем, увеличивается [Alexandrov et al., 1990].

Однако в самом общем виде этот материал можно оценить следующим образом. Как мы уже знаем, системные процессы, лежащие в основе поведенческого акта, имеют общемозговой характер. В обеспечение поведенческого акта вовлекается множество систем разного «возраста». Симптомы, дающие основание говорить о повреждении той или иной «системы памяти», появляются при воздействии на данное множество. С этих позиций кажется адекватной точка зрения Д.Л. Счактера и Э. Талвинга [Schacter, Tulving, 1994], в соответствии с которой считается правилом вовлекать в обеспечение задачи разные «системы памяти»; они обладают общим свойством (направленностью на результат) и различаются по времени их появления в онто-и филогенезе. Тогда различие характера амнезий может быть связано с тем, какие именно представители данного множества поражены в наибольшей степени, а следовательно, какие именно нарушения формирования и реализации этой целостной организации выходят на первый план: использование трансформированных единиц общественного опыта в оценке результатов своего поведения («отчет обществу»), формирование новых системных специализаций, реорганизация отношений между элементами опыта (см. параграф 7) и т.д.

8.5. Психофизиологическое основание закона Рибо

Особое значение для рассмотрения изменений проекции опыта в патологии имеет «закон разложения» Т. Рибо [1898]. Т. Рибо выделял «элементы» психики «с точки зрения последовательных фаз ее происхождения» и в соответствии с этим в качестве механизмов патологических состояний рассматривал изменения, при которых в первую очередь модифицируются уровни, возникшие последними. Анализ модификации активности нейронов, лежащей в основе вызванных острым введением алкоголя нарушений поведения животных, выявил уменьшение количества активных в поведении клеток. Паттерн специализации нейронов изменяется (в лимбических структурах, но не в моторной коре) следующим образом: доля активных нейронов, принадлежащих к новым системам, уменьшается за счет избирательного подавления активности этих нейронов, в особенности клеток, лежащих в верхних (II – IV) слоях коры (см. рис. 14. 4, ср. I и II) [Alexandrov et al., 1991, 1993]. Интересно отметить, что эти слои являются филогенетически более молодыми, чем нижние, и их развитие в эволюции связывается с усложнением психической деятельности [Лурия, 1973].

Та же закономерность обнаруживается при исследовании человека. Анализ эффектов острого введения алкоголя на ЭЭГ-потенциалы, сопровождающие действия, в которых требовалось использовать знания, приобретенные на ранних и более поздних этапах индивидуального развития (при освоении родного и иностранного языков соответственно), показало достоверно более выраженное угнетающее влияние в задаче категоризации слов иностранного языка [Александров и др., 1997a]. Рассмотренные данные об избирательном влиянии алкоголя на нейроны, принадлежащие к более новым системам, позволяют считать, что в основе дифференцированного эффекта алкоголя на элементы индивидуального опыта разного возраста у человека лежит более выраженное действие алкоголя на те нейроны, которые обеспечивают актуализацию опыта, усвоенного испытуемыми на более поздних стадиях индивидуального развития.

В случае острого влияния алкоголя мы имеем дело с обратимым изменением проекции индивидуального опыта. В результате же хронической алкоголизации, как и в ситуации с локальным поражением мозга, модификации оказываются стойкими. Основной мишенью повреждающего действия хронической алкоголизации являются именно нейроны новых систем, локализующиеся в тех слоях и областях мозга, которые наиболее чувствительны к острому введению алкоголя. Именно за счет этих клеток уменьшается плотность корковых нейронов (они гибнут) и изменяется паттерн специализации. Так, например, в

лимбической коре количественное соотношение нейронов «новых» и «старых» систем становится обратным по сравнению со здоровыми животными: нейроны, принадлежащие «старым» системам, которых в норме значительно меньше, чем нейронов «новых» систем, становятся преобладающими [Александров и др., 1997].

Можно полагать, что повышенная чувствительность нейронов новых систем, являясь психофизиологическим основанием закона Рибо, определяет описываемую им феноменологию.

8.6. Значение материала патологии для изучения системной организации поведения

Таким образом, проекция индивидуального опыта на структуры мозга изменяется в филогенезе, определяется историей обучения в процессе индивидуального развития и модифицируется при патологических воздействиях. Как в нормальной, так и в патологической ситуациях текущее поведение определяется реализацией элементов опыта, сформированных на последовательных этапах развития. Изменение «порядка» в последнем случае выражается в модифицированных, по сравнению с нормой, характеристиках исторически детерминированной системной организации. Это изменение представляет для нас особый интерес. Конечно, патологическое воздействие на новые системы не означает их простое «вычитание», «негатив развития» [Зейгарник, 1986], так же как локальное поражение мозговой структуры не означает простого «вычитания» ее из общемозговой организации (см. ранее). Но как исследование симптомов локального поражения структур в нейропсихологии оказывается эффективным путем разработки представлений о мозговых основах психической деятельности человека, так и возможность избирательного воздействия на системы определенных уровней предоставляет уникальный материал, позволяющий судить о роли этих уровней в системной организации поведения и об ее «законных вариациях».

9. ТРЕБОВАНИЯ К МЕТОДОЛОГИИ СИСТЕМНОГО АНАЛИЗА В ПСИХОЛОГИИ И СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

В заключение рассмотрим, насколько положения ТФС и развитой на ее основе системной психофизиологии отвечают требованиям, которые предъявляются к методологии системного анализа в психологии.

Утверждается, что системное исследование с необходимостью включает генетический анализ, определяет неразрывную связь структуры и эволюции, функционирования и развития [Завалишина, Барабанщиков, 1990]. Существование систем состоит в их развитии, без которого не может быть понята ни их целостность, формирующаяся и разрушающаяся в ходе развития, ни дифференцированность [Ломов, 1984]. В исследовании, направленном на воссоздание теоретической картины объекта, требуется рассмотреть структуру как продукт истории и как предпосылку дальнейшего развития [Блауберг и др., 1978].

Для системных разработок в психологии также считается необходимым рассматривать психику как систему иерархически организованных уровней [Брушлинский, 1990], а психические явления – как многоуровневые [Абульханова-Славская, 1990]. При этом уровневая организация определяется как продукт истории [Пономарев, 1976; Роговин,

1977; Пиаже, 1986]. Принцип иерархии относят к числу основных принципов системного подхода [Блауберг и др., 1978] и оценивают как необходимый компонент психологических исследований, игнорирование которого ведет к упрощенным трактовкам «строения» психики [Ломов, 1984]. Наличие множества разноуровневых систем определяет тот факт, что к числу важнейших задач системного анализа в психологии принадлежит установление зависимостей одной системы по отношению к другой [Абульханова-Славская, 1980], т.е. межсистемных отношений.

Первостепенное значение в раскрытии причинных связей в поведении придается выделению системообразующего фактора. Утверждается, что именно системообразующий фактор определяет особенности психического отражения предмета, характер деятельности, а также уровень и динамику ее регуляции [Ломов, 1984]. Наряду с этим специально подчеркивается неадекватность линейного детерминизма типа «стимул–реакция» при установлении упомянутых причинных связей [Ломов, 1990]. Трактовка человека как субъекта противостоит пониманию его как пассивного существа, реагирующего на стимулы [Брушлинский, 1994], и его системный анализ требует раскрытия механизмов целевой, а не «стимульной» детерминации деятельности [Асмолов, 1986], которая есть «не реакция и не совокупность реакций, а система» [Леонтьев, 1975, с. 82].

Подводя итог, к требованиям методологии системного анализа в психологии можно отнести выделение системообразующего фактора и замену линейной схемы «стимул–реакция» на представление о целевой детерминации; учет развития в его единстве с функционированием; анализ исторически детерминированной уровневой организации систем; изучение межсистемных связей или отношений.

Сопоставление изложенных в настоящей главе положений ТФС и системной психофизиологии с этими требованиями обнаруживает их очевидное соответствие.

Глава 15 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ НАУЧЕНИЯ

1. ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ НАУЧЕНИЯ

Совершенно очевидно, что закономерности научения изучались задолго до появления современной науки. Необходимость успешно передавать свой опыт следующим поколениям заставляла эмпирически совершенствовать процедуру обучения. Именно поэтому к моменту начала экспериментальных исследований этой проблемы в психологии, этологии и затем нейробиологии уже существовали определенные обыденные представления о том, как и чему следует учить. Эти представления оказали сильное влияние на исходные теоретические подходы к научению. Так, в экспериментальной психологии исследователи пытались выделить и описать процесс обучения в чистом виде, понимая его как внешнюю манипуляцию опытом и поведением индивида, в отличие от таких внутренне детерминированных процессов, как созревание и утомление [Эксперим. психол., 1963]. В соответствии с таким подходом в основном исследовались процессы выработки различных форм условных рефлексов, в основе которых предполагались разные типы временных связей стимулов и реакций. Сами же реакции, т.е. акты поведения, предполагались чем-то заранее данным и неизменным. С

этих позиций, представленных в психологии бихевиористами и необихевиористами, индивидуальный опыт состоял из врожденных реакций и разнообразных ассоциаций этих реакций со стимулами внешней среды [Hull, 1943].

В рамках гештальтпсихологии предполагалось формирование в обучении когнитивных полей, понимавшихся как некие динамические структуры [Эксперим. психол., 1963]. Дальнейшее развитие эти представления получили в когнитивной психологии, рассматривавшей научение как «формирование ментальных моделей окружающего мира, объектов их взаимоотношений, возможных операций с ними и их последствий» [Александров, Максимова, 1997, с. 72].

В биологии в связи с представлением о более простых формах психики животных по сравнению с человеком исследование научения проводилось, как правило, с последовательно бихевиористских позиций. Так, в этологии при исследовании научения рассматривались проблемы распознавания стимулов, а также организации эффекторной активности и внутреннего контроля [Gould, 1986]. Особое внимание уделялось такой специфической форме научения, как импринтинг, в которой в наиболее яркой форме выявились такие характеристики процесса научения, как сензитивный период и видовая селективность.

Признавая необходимость научения в формировании таких форм естественного поведения, как добывание пищи, оборонительное поведение, ориентация в пространстве, социальное поведение и репродуктивное поведение, в лабораторных условиях этологи использовали в основном модели сравнительно простых форм обучения: привыкания и сенситизации, классического обусловливания и обучения методом проб и ошибок [Хайнд, 1975; Gould, 1986]. Для более сложных форм научения (например, формирования ориентации в лабиринте) был предложен термин «когнитивное обучение через пробы и ошибки» [Gould, 1986].

Поведенческие исследования выработки разнообразных форм ассоциаций и дифференцировок привели к признанию существования биологических ограничений на формирование ассоциаций, что выражалось в невозможности выработать определенные рефлексы у одних видов при сравнительно легком формировании подобных рефлексов у других, а также в разной сложности ассоциирования стимулов разных модальностей с конкретной реакцией. Эти данные были восприняты некоторыми учеными как свидетельствующие о невозможности создания общей теории обучения. В качестве выхода из данной ситуации был предложен экологический подход к обучению, акцентирующий внимание на научении как реорганизации индивидуального опыта и поставивший следующие, новые для биологии обучения, проблемы: каковы необходимые и достаточные условия для формирования конкретного поведения, как разные элементы опыта взаимодействуют при формировании нового поведения и как взаимодействует развитие одного поведения с развитием другого [Johnston, 1981].

В ряде исследований научения у животных была продемонстрирована возможность формирования поведения, которое невозможно считать врожденным. Так, Л.В. Крушинский показал возможность формирования экстраполяции движения объекта у собак [Крушинский, 1977], а К. Прайор обучила дельфинов «творчеству» [Прайор, 1981]. В ее экспериментах дельфины научились совершать разные экзотические движения тела при условии подкрепления только новых, ранее не встречавшихся движений.

Исследования закономерностей последовательного формирования поведенческих актов выявили явление переноса навыка, выражающееся во влиянии предшествующего опыта

на формирование нового. В зависимости от условий, это влияние может быть как позитивным, так и негативным, т.е. наличие прошлого опыта может способствовать или препятствовать приобретению нового [Эксперим. психол., 1963]. Возможность эффективного использования предшествующего опыта при решении новых задач особенно ярко проявляется в научении принципам решения задач или, как его назвал Г. Харлоу, – научении обучению [Harlow, 1949]. Резкое увеличение скорости решения в ряду однотипных задач было обнаружено Г. Харлоу не только у человека, но и у животных.

Таким образом, для современных теоретических представлений о научении характерно его рассмотрение прежде всего как процесса приобретения нового опыта поведения и соответствующих ему внутренних ментальных репрезентаций.

2. ПОДХОД К НАУЧЕНИЮ КАК ПРОЦЕССУ

Повышенное внимание к анализу научения как процесса происходит из обыденной задачи научить, передать опыт. Эта процессуальная сторона научения подчеркивается в его определениях как в биологии [Хайнд, 1975], так и в психологии [Александров, Максимова, 1997]. Она же является основой нейробиологического понимания пластичности нейрональной активности в качестве механизма научения [Котляр, 1989].

В экспериментальной психологии и биологии был разработан ряд модельных ситуаций, воспроизводящих основные типы ситуаций реального научения. Эти экспериментальные модели научения перечислены и подробно рассмотрены в руководствах по экспериментальной психологии [Эксперим. психол., 1963; Эксперим. психол., 1973 и др.] и обзорах по биологии обучения [Хайнд, 1975; Gould, 1986 и др.]. Среди них можно выделить ряд наиболее общих типов моделей: классическое обусловливание, оперантное обусловливание, выработка дифференцировок, обучение в лабиринтах, разрешение проблемной ситуации, а также специфически человеческие формы вербального научения, научения путем инструктирования и научения по примеру.

Исследование процессуальной стороны научения в психологии наиболее ярко проявилось в построении кривых обучения решению разных типов задач. Как правило, это зависимости эффективности решения задачи (оцениваемой через объем воспроизводимого по памяти материала либо через количество правильных ответов или, наоборот, количество ошибок) от количества повторений экспериментальной ситуации. Подобный анализ позволил выявить фазы, во время которых протекает научение, и описать динамику научения с помощью математических уравнений [Эксперим. психол., 1963]. В ряде случаев на кривых обучения наблюдались участки плато, т.е. периоды, когда улучшения поведения по формальным показателям не происходило. Наличие подобных участков позволило высказать предположения об изменении стратегий научения в ходе этого процесса.

Для всех тех форм научения, которые исследовались с помощью построения кривых обучения, характерно плавное улучшение выполнения задачи. В то же время в некоторых моделях обучения, в основе которых лежит создание проблемной ситуации (например, научение в проблемной клетке [Эксперим. психол., 1973]), было обнаружено явление резкого, скачкообразного изменения хода кривой научения, соответствовавшего нахождению решения задачи с последующим успешным повторением найденного решения. Это явление получило название инсайта, или озарения.

Инсайт наблюдается в более сложных формах научения по сравнению с условными рефlekсами и дифференцировками. Решение задач, требующих подобных форм научения,

происходит путем проб и ошибок. Предполагается, что инсайт возникает тогда, когда организм способен прогнозировать результат пробы [Эксперим. психол., 1963], в противном случае научение протекает плавно.

Исследование научения как процесса, таким образом, позволило выявить два принципиально разных типа научения: плавное научение и скачкообразное научение (инсайт и импринтинг). Эта разница может быть связана с разной реорганизацией опыта в этих ситуациях, однако ответить на вопрос, какой именно, можно лишь выяснив, какие именно элементы опыта участвуют и формируются в данных формах научения.

3. ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ НАУЧЕНИЯ

С появлением методов регистрации активности мозга и особенно активности нервных клеток проблема научения стала интенсивно исследоваться в нейробиологии. В силу того, что эти экспериментальные исследования проводились на животных, и из-за трудностей регистрации нейрональной активности в свободном поведении, основное внимание нейрофизиологов было сосредоточено на исследовании самых простых форм обучения, таких, как привыкание, выработка рефлексов и дифференцировок. Находясь под сильным теоретическим влиянием бихевиоризма, нейрофизиологи ограничивались изучением форм нейрональной пластичности как основы формирования связей при подобных формах научения.

В рамках данного направления много сил было потрачено на поиск места локализации следа памяти (или энграммы), который, как предполагалось, фиксирует образовавшуюся при научении временную связь. Однако анализ динамики активности отдельных нейронов в ряду сочетаний стимуляции и подкрепления показал, что изменения импульсации нейронов происходят практически одновременно во многих отделах мозга, причем изменения в специфических анализаторных и моторных областях могут наблюдаться позже, чем в ассоциативных, таких например, как гиппокамп [Рабинович, 1975; Thompson, 1976]. Таким образом, было показано, что в научении задействованы многие структуры мозга, а не только специфические сенсорные, моторные и связывающие их ассоциативные структуры, как следовало из классических представлений о замыкании временных связей. Это вовлечение в процесс обучения многих структур привело к формированию представления об обучающихся нервных сетях (см. напр. [Eccles, 1977]).

В связи со спецификой нервной ткани, выражающейся в наличии у нервных клеток очень длинных отростков, способных проводить электрические импульсы, и с представлением о потоках информации внутри мозга, ключевым механизмом пластичности нейронов, по мнению авторов, является изменение эффективности синаптической передачи, т.е. изменения этих информационных потоков. Именно поэтому на субклеточном уровне большинство исследований механизмов научения заключалось в изучении закономерностей функционирования синапсов. Этот подход привел к обнаружению долговременной посттетанической потенциации. Такая форма изменения функционирования клеточных контактов рассматривается авторами как соответствующая сформулированным Д.О. Хеббом [Hebb, 1949] принципам синаптической пластичности, способной обеспечить длительное

сохранение результатов научения.

В силу особенностей уже упоминавшейся бихевиористской позиции нейрофизиологи исследовали научение как процесс дифференцировки и запоминания значимых стимулов среды. Для теоретического описания этого процесса были предложены разнообразные инструктивные теории, описывавшие фиксацию нервной системой навязываемых средой закономерностей.

Чисто инструктивные представления о научении, для которых характерно признание полной зависимости научения от закономерностей внешней среды, встречаются довольно редко. В основном на подобных позициях стоят исследователи, пытающиеся смоделировать работу нейронных сетей [Spinelly, 1970]. Их модели в соответствии с разными сочетаниями стимулов («условных» и «безусловных») демонстрируют определенную динамику состояний, которая и понимается как механизм обучения в нейронной сети. Однако, как было отмечено еще на заре исследований научения, в зависимости от мотивации, степени готовности и прошлого опыта научение может происходить по-разному [Эксперим. психол., 1963].

Большой популярностью среди нейрофизиологов пользуются инструктивно-селекционные теории. В соответствии с одной из таких теорий, предложенной Экклсом [Popper, Eccles, 1977], обучение происходит в нейрональной сети за счет изменения эффективности отдельных синаптических контактов, выбор которых производится за счет инструктирующего возбуждения других синапсов. Эта теория учитывает влияние мотивации и состояния готовности, описывая их как модулирующее возбуждение определенных входов нейрона. Однако инструктивным теориям присущ ряд недостатков, не позволяющих использовать их для описания сложных форм научения (см. гл. 14).

4. СПЕЦИФИКА ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО РАССМОТРЕНИЯ НАУЧЕНИЯ

Психофизиология, в отличие от нейрофизиологии, принимает в расчет субъективное содержание объективных процессов и, более того, изучает как субъективное соотносится с процессами жизнедеятельности. В соответствии с решением психофизиологической проблемы в рамках системной психофизиологии (см. гл. 14) психическое связано с протеканием системных процессов организации активности мозга в поведении [Швырков, 1978]. С этих позиций отнюдь не все исследования научения в нейрофизиологии можно назвать психофизиологическими, а лишь те, которые проводятся на бодрствующем животном и исследуют изменения нейрональной активности в связи с изменением поведения. В соответствии с этим подходом, собственно психофизиологическими теориями научения можно считать лишь те теории, которые рассматривают формы и динамику организации мозговой активности в процессе научения. Как правило, такие теории оперируют с понятиями нейронных сетей или ансамблей, понимая последние как набор совместно активирующихся клеток [Dudai et al., 1987]. Как отмечается ведущими учеными в этой области, «понимание функционирования таких ансамблей может потребовать дополнительных теоретических и экспериментальных приемов по сравнению с теми, которые требуются для изучения более простых типов нервной организации» [Dudai et al., 1987, p. 399].

Таким образом, научение с позиций психофизиологии может быть определено как формирование пространственно-временной организации активности мозга, обеспечивающей выполнение приобретаемого в процессе обучения нового поведения и соответствующей новому состоянию субъекта поведения. При таком определении

становится очевидным отличие психофизиологического подхода к научению от подходов, характерных для психологии и биологии.

Психофизиологическая теория научения должна описывать взаимодействие организма и среды в процессе научения и отражение этого взаимодействия и его результатов в изменениях организации мозговой активности. В соответствии с различными представлениями о движущих силах научения все психофизиологические теории могут быть разделены на три типа: инструктивные, инструктивно-селективные и селективные.

В отличие от упомянутых ранее инструктивных теорий, предполагающих изменение функций нейрона за счет изменения состояния синаптических контактов, селективные теории научения исходят из существования заложенного в процессе созревания разнообразия нейронных интеграции и выбора необходимой интеграции в результате проб во время обучения. Появление этих теорий, получивших распространение сравнительно недавно [Changeux et al., 1984; Edelman, 1989], связано как с обнаружением врожденных предрасположенностей к овладению определенным опытом, так и со стремлением подойти к научению с общебиологических позиций (как к эволюционному процессу). Подобный подход проявляется в широком использовании знаний об организации работы иммунной системы в качестве аналогии для рассмотрения процессов формирования нейронных систем, которые обеспечивают реализацию приобретаемого в обучении поведения [Edelman, 1989] (см. также гл. 14).

В силу ряда обстоятельств (таких, как доминирование рефлекторных представлений о работе мозга, технические сложности длительной регистрации нейрональной активности у свободно подвижных животных и др.), основной экспериментальный материал для построения психофизиологической теории научения был получен в экспериментах, в которых научение не было непосредственным предметом изучения. Так, на основе исследования способности животных к экстраполяции Л.В. Крушинский предположил наличие резерва нейронов, обеспечивающих фиксацию нового опыта [Крушинский, 1977]. В экспериментах, исследовавших нейрональные основы зрительного восприятия, было обнаружено существование нейронов, специфически активировавшихся при предъявлении конкретных лиц или определенных черт лица. Дополнительный анализ, проведенный авторами, позволил утверждать, что эти клетки отвечают представлению о гностических нейронах [Perrett et al., 1982]. Этот термин был гипотетически введен Ю. Конорски в его теории инструментального обучения для обозначения клеток, отвечающих «отдельным восприятиям» [Конорски, 1970] и фиксирующих элементы опыта. Нейроны, специфически активировавшиеся при предъявлении конкретных слов, были обнаружены в экспериментах на человеке [Heit et al., 1988].

В других экспериментах, направленных на изучение нейронных механизмов поведения, были обнаружены нейроны, специфически активировавшиеся при осуществлении отдельных поведенческих актов [Ranck, 1975] или нахождении животного в определенном месте экспериментальной клетки [O' Keefe, 1979]. Последние были названы нейронами «места», и на основе регистрации активности таких клеток у крыс при обследовании новой территории было показано, что они рекрутируются из нейронов, «молчавших» до помещения животного в новую ситуацию [Wilson, McNaughton, 1993]. Утверждение о специализации «молчащих» нейронов в процессе формирования инструментального пищедобывательного поведения кроликов было также высказано на основе сравнения наборов поведенческих специализаций нейронов до и после формирования новых поведенческих актов [Горкин, 1987]. В этой работе, на основе сравнения среднего количества активных нейронов при одном прохождении микроэлектрода через всю толщу лимбической коры кролика во время выполнения пищедобывательного поведения до и

после доучивания, было показано увеличение количества активных нейронов после обучения. Эти результаты подтвердили высказанное Л.В. Крушинским и позднее В.Б. Швырковым [Shvyrkov, 1986] предположение о наличии резерва клеток, обеспечивающего усвоение нового опыта и явились свидетельством в пользу селективных теорий научения.

5. СИСТЕМНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ НАУЧЕНИЯ. ПРОБЛЕМА ЭЛЕМЕНТОВ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА

В силу того, что, как уже отмечалось ранее, психическое связано с системными процессами организации активности целого мозга [Швырков, 1978], появление в репертуаре индивида нового поведенческого акта и соответствующего ему психического состояния связано с реорганизацией всей мозговой активности. В то же время многие теории, объясняющие реорганизацию мозговой активности в процессе научения, оперируют с локальными нейронными ансамблями, ограниченными одной или несколькими структурами головного мозга [Eccles, 1977], и по этому параметру являются скорее физиологическими, чем психофизиологическими.

На наш взгляд, наилучшим образом соответствует критериям психофизиологической теории научения подход с позиции на основе теории функциональных систем, предложенной П.К. Анохиным [Анохин, 1968], которая развита в работах В.Б. Швыркова и его коллег. В соответствии с теорией функциональных систем (подробнее см. гл. 14) любой поведенческий акт реализуется системой кооперативно действующих элементов организма разной морфологической принадлежности, организуемой моделью будущего соотношения организма и среды (результата поведенческого акта). Появление такой функциональной системы в опыте индивида и соответствующего поведенческого акта в его поведенческом репертуаре являются следствием научения и происходят в результате процессов системогенеза, имеющих место как на ранних этапах онтогенеза, так и у взрослого (см. гл. 14).

Подход с позиции теории функциональных систем позволяет по-новому поставить и решить проблему единицы индивидуального опыта, понимая под ней некоторое хранящееся в памяти и воспроизводимое целостное состояние субъекта, которая приобретает в результате единичного акта научения. Дело в том, что эта проблема привлекала внимание исследователей только на заре исследований, когда методы экспериментирования ограничивались наблюдением и поведенческими экспериментами. Позже все силы были направлены на описание процесса научения, а проблема элементов, или единиц, субъективного опыта была отдана на откуп интуитивным представлениям конкретного ученого. В тех же исследованиях, которые были посвящены строению памяти и не могли обойти данную проблему, в качестве элемента обычно выступали единичные стимулы среды и конкретные движения [Rolls, 1987], а для человека – еще и семантические единицы [Эксперим. психол., 1963]. Из таких элементов строилась гипотетическая матрица связей (ассоциаций), которая и должна была объяснить извлечение из памяти и использование конкретного опыта в определенной ситуации. На наш взгляд, слабым местом этих элементов с позиции психофизиологии является их умозрительное выделение внешним наблюдателем и несоответствие целостным пространственно-временным организациям активности мозга, которые только и могут быть соотнесены с состояниями субъекта.

В то же время функциональная система поведенческого акта, реализующаяся одновременно с множеством систем, которые сформированы на предыдущих этапах онтогенеза, является конкретной формой системных процессов организации активности мозга, и поэтому может быть сопоставлена с состоянием субъекта как единицей субъективного опыта. Одновременно она является внутренним эквивалентом поведенческого акта, который выступает в качестве единицы реального поведения. В связи с этим вполне оправданным кажется предположение о том, что функциональная система поведенческого акта является элементом субъективного опыта [Швырков, 1995].

В качестве одного из центральных положений теории функциональных систем является представление о существовании множества уровней функциональных систем. Даже биохимическую организацию сокращения отдельного мышечного волокна П.К. Анохин рассматривал как функциональную систему. По-видимому, такая система не является элементом субъективного опыта. Это противоречие было разрешено В.Б. Швырковым с системно-эволюционных позиций через рассмотрение филогенетической истории организма. Те функциональные системы, которые выступают в качестве подчиненных по отношению к являющейся элементом субъективного опыта функциональной системе поведенческого акта, были названы им прасистемами [Швырков, 1995], что обозначает их соответствие целостным системам поведенческих актов, но у филогенетических предков рассматриваемого индивида. Так, к примеру, будучи автоматизированным у человека, акт дыхания выступает в качестве целостного поведенческого акта у моллюска.

6. ФИКСАЦИЯ ЭТАПОВ ОБУЧЕНИЯ В ВИДЕ ЭЛЕМЕНТОВ ОПЫТА

Обозначив принципиальный подход к выделению элементов субъективного опыта, теория функциональных систем легла в основу экспериментов по изучению субъективного дробления поведения и исследования нейрофизиологических проявлений приобретения нового опыта. Необходимость такого рода исследований была связана с присущей любому исследователю произвольностью выделения отдельных актов поведения при внешнем наблюдении. В этой ситуации в силу непрерывности поведенческого континуума определение моментов смены поведенческих актов и, соответственно, достижения их результатов полностью зависит от представлений экспериментатора об организации поведения. Для устранения этого субъективизма было необходимо исследовать организацию активности мозга в поведении и выделить специфические параметры этой активности, соответствующие этапам смены и реализации функциональных систем.

В связи с имевшимися в литературе данными о специфической связи активности отдельных нейронов с движениями, целью действия, местом и другими характеристиками поведения, в лаборатории В. Б. Швыркова была разработана экспериментальная модель, позволявшая дифференцировать связь нейрональной активности с каждым из этих аспектов поведения. Это была модель пищедобывательного поведения у кроликов, которым для получения пищи из двух кормушек, расположенных в углах передней стенки квадратной клетки, требовалось нажимать на педали, которые были расположены в углах задней стенки той же клетки. Регистрация активности корковых нейронов кроликов в сериях пищедобывательных актов вдоль каждой из боковых сторон клетки позволила выявить специфические активации нейронов, сопровождавшие реализацию отдельных актов данного поведения. Такие активации наблюдались во всех случаях реализации соответствующего поведенческого акта. На основании этих результатов был сделан вывод о специализации нейронов относительно определенных поведенческих актов, который лег

в основу концепции системо-специфичности нейронов [Швырков, 1995], утверждающей принадлежность любого нейрона только к одной функциональной системе (см. гл. 14).

Наряду со специализациями нейронов относительно отдельных систем поведенческих актов, таких, как «подход к педали», «захват пищи», «нажатие педали», также были обнаружены и другие специализации. Во-первых, это специализации нейронов относительно конкретных движений животного и, во-вторых – специализации относительно объединений актов, например, подход и нажатие педали. Если первые специализации можно было отнести к реализации прасистем, то вторые вступали в противоречие с принципом системо-специфичности и, на первый взгляд, свидетельствовали о наличии в субъективном опыте животного элементов, объединяющих несколько систем поведенческих актов.

Это противоречие было разрешено в серии экспериментов с тщательным контролем процедуры обучения. В этих экспериментах проводилось контролируемое поэтапное формирование пищедобывательного цикла [Горкин, 1987]. Каждый из пяти этапов обучения (обучение захвату пищи в конкретной кормушке; повороту головы в сторону педали; подходу к педали; нахождению в углу педали и, наконец, ее нажатию) проводился в отдельный день и состоял из 100–200 подкрепляемых подачей пищи реализаций соответствующего этапа. Последующая регистрация активности корковых нейронов в дефинитивном поведении позволила выявить клетки, специализировавшиеся на отдельных этапах обучения.

Для всех этапов были обнаружены группы специализированных нейронов, специализаций же, не соответствовавших этапам обучения, за исключением нейронов прасистем, выявлено не было. При этом специализации относительно этапов, служивших в качестве промежуточных поведенческих актов и отсутствовавших в дефинитивном поведении, выражались в виде активации, перекрывающих два последовательных поведенческих акта. Так, например, специализация относительно этапа нахождения в углу педали проявлялась в активации, начинавшейся в конце акта подхода к педали и продолжавшейся во время ее нажатия. Эти наблюдения позволили сформулировать вывод о специализации нейронов относительно этапов обучения.

Этот вывод, по мнению автора, исключительно важен для объективного изучения структуры субъективного опыта, так как дает ключ к выявлению элементов опыта, выделяемых его обладателем. В то же время полный набор поведенческих специализаций нейронов соответствует субъективному репертуару поведений. Таким образом, можно заключить, что с точки зрения системной психофизиологии элементом индивидуального опыта является функциональная система поведенческого акта, сформированная на конкретном этапе научения, т.е. в опыте индивида зафиксирована история его приобретения.

Как уже отмечалось, элементы одной функциональной системы поведенческого акта расположены в разных структурах мозга и достижение результата происходит за счет их согласованной, кооперативной активности. Однако количество элементов, принадлежащих одной функциональной системе, в разных структурах и представленность разных систем в виде соответствующих специализаций в конкретной структуре мозга оставались предметом изучения. В связи с этим необходимо рассмотреть участие нейронов разных структур мозга в формировании новых функциональных систем.

В экспериментах на уже упоминавшейся модели пищедобывательного поведения кроликов было проведено сравнение наборов специализаций в различных областях коры в

дефинитивном поведении, а также сопоставлены изменения этого набора в моторной и лимбической областях коры в результате доучивания животного. Проведенное исследование показало, что хотя нейроны одной специализации могут быть обнаружены в разных областях, их количественная представленность сильно варьирует. Максимальное количество нейронов, специализированных относительно актов сформированного обучением в экспериментальной клетке поведения, было обнаружено в лимбической коре (около 40% зарегистрированных нейронов), в то время как в других корковых областях они были либо единичными, либо не достигали и 10% [Шевченко и др., 1986].

Сравнение наборов специализаций до и после доучивания также показало существенно большие изменения в лимбической коре по сравнению с моторной [Горкин, 1987]. В лимбической коре после доучивания появились новые специализации, соответствовавшие актам добавленного поведения. Специально проведенная серия экспериментов с подсчетом количества активных нейронов в лимбической коре до и после доучивания показала абсолютное увеличение их количества в результате доучивания. Эти данные были восприняты как свидетельство специализации в обучении «молчащих», т.е. не дающих спайковых разрядов, нейронов. При этом количество клеток, специализированных относительно наблюдавшихся до доучивания актов, не изменилось. Наоборот, в моторной коре появились лишь единичные новые специализации, зато количество активных клеток прасистем достоверно изменилось.

Полученные результаты соответствуют представлению о перестройке опыта в результате включения в его состав новых элементов. На нейрофизиологическом уровне анализа результатом научения является формирование «добавки» к набору специализированных нейронов и изменение использования прасистем при реализации прежде существовавших функциональных систем.

7. ВЛИЯНИЕ ИСТОРИИ НАУЧЕНИЯ НА СТРУКТУРУ ОПЫТА И ОРГАНИЗАЦИЮ МОЗГОВОЙ АКТИВНОСТИ

Субъективный континуум, как и континуум поведения, представляет собой линейную последовательность сменяющих друг друга состояний, которые соответствуют актам поведения. Эти смены одних наборов функциональных систем на другие связаны с достижением результатов одних актов и возможностью реализации следующих актов поведения. В силу того, что субъект выступает в качестве активного компонента соотношений организма со средой (см. гл. 14), переход к реализации следующей в последовательности функциональной системы происходит за счет ее извлечения из памяти под воздействием внутренних факторов. Факторы, определяющие разные состояния систем и смену реализуемых систем в континууме поведения, были названы межсистемными отношениями.

В соответствии с включенностью конкретного акта в жестко фиксированную последовательность, такую, как, например, врожденные стереотипные формы поведения или аппетентная стадия пищедобывательного цикла, эти отношения могут иметь жестко детерминированный характер. В то же время (как в случае поисковой активности), эти отношения не детерминированы и выбор происходит среди слабо связанных в памяти функциональных систем. Но и жесткая детерминация отношений двух последовательных актов внутри цикла не является однозначной – всегда имеется возможность альтернативы, т.е. перехода к каким-либо другим актам поведения. Подобная возможность реализуется, например, при насыщении и переходе от пищедобывательного поведения к комфортному

(отдыху) либо при переходе к ориентировочному поведению в связи с изменениями в среде.

Можно утверждать, что смена актов происходит в результате выбора из ряда альтернатив с разной вероятностью в поведении. Наблюдение с этих позиций за формированием умения играть в многоклеточные «крестики-нолики» позволило создать модель структуры памяти и межсистемных отношений, хорошо описывающую выбор хода в конкретной игре [Александров и др., 1997].

Исследование нейрональной активности в поведении показало, что, наряду с ярко выраженной специфической активацией специализированных нейронов в специфическом поведенческом акте, в их активности имеется дополнительная структура. Эта структурированность неспецифической активности (т.е. активности при осуществлении других актов поведения) проявляется в наличии слабых активации и тормозных пауз, сопровождающих реализацию других актов поведения. Связь таких изменений с конкретным актом имеет, как правило, вероятностный, но достаточно устойчивый (по статистическим критериям) характер.

Исходя из принципа системе-специфичности нейрона и его специализации относительно элемента индивидуального опыта, было выдвинуто положение о разных состояниях, или степенях актуализации элемента опыта в реальном континууме поведения. Нейрофизиологическим выражением степени актуализации специфической функциональной системы при подобном подходе является текущая частота активности специализированного нейрона, варьирующая от нулевых значений при исключении системы из состояния субъекта поведения до максимума при реализации соответствующего акта поведения.

Таким образом, на основе анализа нейрональной активности был сделан вывод об актуализации множества функциональных систем при осуществлении конкретного акта поведения. Обнаружение определенной структуры актуализации конкретной функциональной системы в поведении позволило использовать регистрацию активности нейронов известной специализации для изучения отношений конкретного элемента опыта с другими элементами.

В качестве метода выявления межсистемных отношений используется построение паттернов активности специализированных нейронов во всех актах анализируемого поведения и распределения вероятности активации нейрона в конкретном акте поведения. За активацию принимается не менее чем 1,5-кратное превышение «фоновой» частоты активности. Эти формы представления нейрональной активности иллюстрируются на рис. 15.1 в сравнении с распространенным методом представления активности в виде растров. Особенно яркие результаты дало использование данного метода для решения проблемы отражения истории научения в организации межсистемных отношений.

В силу фиксации этапов научения в виде элементов субъективного опыта история научения индивида является содержанием его опыта. Однако кроме состава элементов опыта, история его формирования может (наряду с логикой поведения) определять отношения систем.

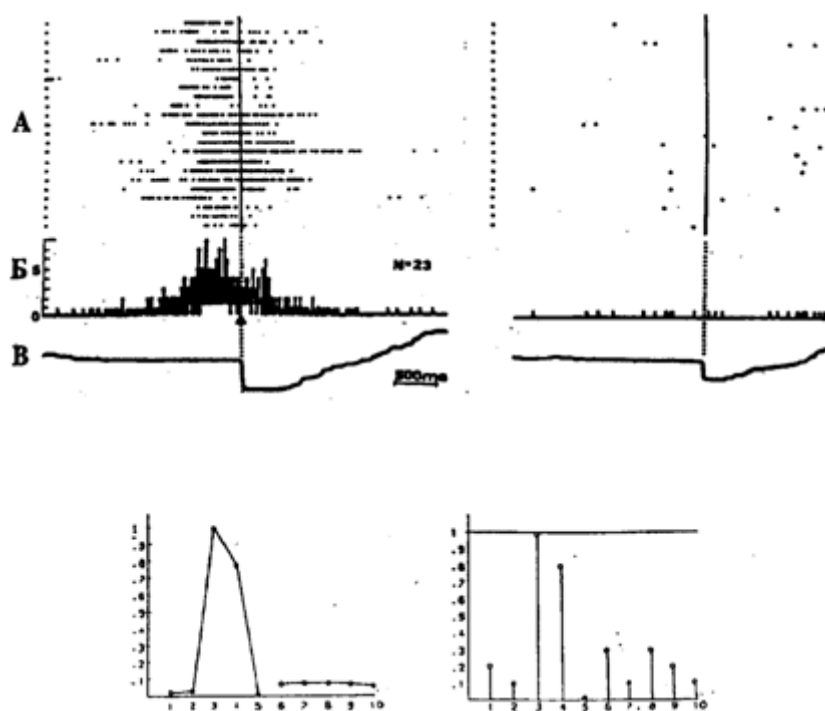


Рис. 15.1. Разные способы представления активности нейрона

А – растры активности нейрона лимбической коры; Б – гистограмма; В – усредненная отметка нажатия педали (слева–левой, справа–правой), относительно начала которой совмещены растры и построены гистограммы. Внизу: графическое представление активности того же нейрона. На левом графике – картина распределения средних частот (паттерн) активности нейрона в актах циклического поведения. По оси абсцисс – номера актов, по оси ординат – нормированная средняя частота активности. На правом графике – вероятности наличия активации в тех же 10 актах. По оси абсцисс – номера актов, по оси ординат – вероятность активации нейрона в соответствующем акте

Было проведено специальное исследование активности нейронов лимбической коры кроликов в пищедобывательном поведении, сформированном с применением разных стратегий обучения. На рис. 15.2 схематически представлены использовавшиеся разные стратегии обучения внешне одному и тому же циклическому пищедобывательному поведению. Разница между стратегиями состояла в последовательности формирования отдельных блоков поведения – поведения у кормушки и поведения у педали – на двух сторонах экспериментальной клетки. Формирование отдельных поведенческих актов производилось так же, как было изложено ранее. На рисунке последовательности этапов наугачения показаны цепочками стрелок.

Для выявления сформированных межсистемных отношений была зарегистрирована активность нейронов лимбической коры в дефинитивном поведении обученных таким образом животных. Из всей совокупности зарегистрированных нейронов для анализа были отобраны клетки, специализированные относительно сформированных обучением в экспериментальной клетке поведенческих актов.

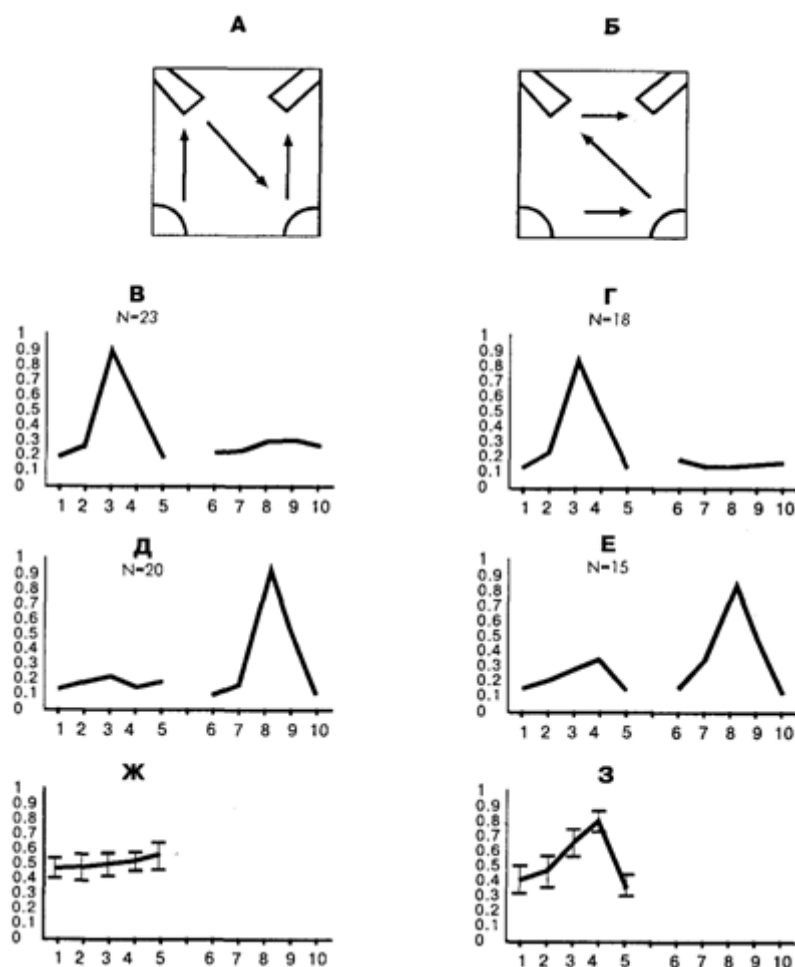


Рис. 15.2 . Усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия педали в зависимости от времени формирования и стратегии обучения

А, Б – схемы применявшихся стратегий обучения (в нижних углах – кормушки, в верхних – педали); В–З: усредненные паттерны нейрональной активности. По оси абсцисс – номера поведенческих актов; по оси ординат – нормализованная по максимальной частота активности; В, Г – усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно оперирования с первой по порядку обучения педалью; Д, Е– усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно оперирования со второй по порядку обучения педалью; Ж, З – паттерны (средняя $\pm$ стандартная ошибка) неспецифической активности нейронов, представленных на частях Д и Е, но нормализованной по максимуму неспецифической активности. Под схемой конкретной стратегии расположены паттерны активности нейронов, которые зарегистрированы у кроликов, обученных по этой стратегии.

Критерием специализации служило наличие активации нейрона в соответствующем акте во всех случаях его реализации. Как было показано А. Г. Горкиным и Д. Г. Шевченко [1990], этот формальный критерий позволяет достаточно надежно выделять специфическую связь активности нейрона с конкретным актом поведения. Для анализа неспецифической активности были построены паттерны активности каждого из исследовавшихся нейронов во всех актах пищедобывательного поведения. Паттерн активности представляет собой распределение средних частот импульсации нейрона в выделенных актах поведения. В поведении на одной стороне клетки было выделено 5 актов: поворот головы к педали, перенос лап к педали, нажатие педали, перенос лап к

кормушке и захват пищи в кормушке. Всего на двух сторонах клетки было выделено 10 актов. Усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода к педали, представлены на рис. 15.2 под схемами соответствующих стратегий обучения. Так как кролик подходил к двум педалям, и паттернов – два для каждой из стратегий. Один из них показывает распределение активности нейронов, специализированных относительно подхода к первой по порядку обучения педали, а другой – относительно второй. Легко заметить, что паттерны у кроликов, обученных по стратегии «Б», различаются для первой и второй педали, в то время как для животных, обученных по стратегии «А», – не различаются. Сходные данные были получены для другой группы специализаций – нейронов, связанных с подходом к кормушке [Горкин, Шевченко, 1995].

Данные, полученные в этой работе, показали, что для систем, не связанных логикой последовательного поведения в одну группировку, их взаимные отношения зависят от истории формирования поведения. Эта зависимость проявляется в виде повышенной степени актуализации второй из двух последовательно формировавшихся систем при реализации первой. В этом исследовании были также выявлены отношения систем, основанные на факторах сходства движений и целей соответствующих поведенческих актов.

В связи с тем, что актуализация функциональных систем, оказалась чувствительной к действию множества факторов, оказывается возможным рассмотреть с позиций системной психофизиологии огромный объем экспериментальных данных, полученных в нейрофизиологии обучения (см. например [Рабинович, 1975; Котляр, 1989]). В основном эти данные касаются пластичности нейрональных ответов на стимулы при выработке условных рефлексов. Сразу стоит обратить внимание на то, что достоверные изменения частоты постстимульной импульсации нейронов в ряду сочетаний, как правило, не превышают 1,5-кратный уровень «фоновой» активности. Это означает, что в случае повышения в обучении возбудительного ответа регистрируется активация, которая в соответствии с упомянутыми ранее критериями не может считаться специфической. Этот факт, вместе с плавной динамикой ответа и наличием тормозных реакций у многих нейронов, свидетельствует, на наш взгляд, о том, что основная феноменология пластичности попадает в разряд изменения межсистемных отношений уже имевшихся до обучения элементов индивидуального опыта. Это вполне соответствует теоретическим положениям бихевиористов о том, что при выработке классических рефлексов и дифференцировок новой реакции, т.е. в терминах данной главы, нового акта поведения не формируется.

* * *

Изложенные ранее теоретические положения и экспериментальные данные позволяют в общих чертах описать основные моменты процесса научения с точки зрения системной психофизиологии.

В дефинитивном поведении циклически повторяющиеся соотношения организма со средой в виде адаптивных последовательностей поведенческих актов формируют отношения элементов опыта. За счет воздействия среды эти последовательности могут быть прерваны. В соответствии с имеющимся опытом вместо запланированного акта в таком случае реализуется ориентировочное поведение, сменяющееся следующим приспособительным актом. При многократном повторении такого воздействия происходит привыкание, т.е. сокращение перерыва в последовательности вплоть до его полного исчезновения. В случае когда «информационное» воздействие среды сопряжено с

«подкрепляющим» в виде разрушающего воздействия либо появляющейся возможности удовлетворения «мотивированного» состояния, после ориентировочного совершается поведенческий акт, не входивший ранее в эту последовательность. При многократном повторении фиксируется новая последовательность смены поведенческих актов и обеспечивающие ее осуществление отношения элементов опыта.

Собственно научение, заключающееся в формировании нового элемента индивидуального опыта, начинается с возникновения проблемной ситуации, когда организм не может достигнуть желаемого результата за счет использования имеющихся в опыте функциональных систем. На нейрональном уровне этому соответствует длительное рассогласование метаболических потребностей клеток и синаптического притока (см. гл. 14). Это приводит к одновременной актуализации множества функциональных систем. Такая актуализация приводит в поисковом поведении к новым последовательностям поведенческих актов и изменениям набора прасистем, т.е. пробным соотношениям организма со средой. За счет имеющегося опыта поведения индивида в проблемных ситуациях этот набор не случаен, а подчинен опыту генерации успешных проб, накопленному индивидом. В случае неудачи состояние повышенной актуализации множества систем сохраняется и происходит генерация следующей пробы. В случае же успеха полученный результат снижает общий уровень актуализации систем, видимо, за счет частичного удовлетворения метаболических потребностей нейронов. После ряда успешных проб происходит исключение лишних конкурирующих альтернатив и окончательно складывается новая функциональная система поведенческого акта. Она имеет вид определенной организации актуализированных ранее сформированных систем и «добавки» группы специализированных нейронов, представляющих вновь сформированный элемент опыта в памяти организма. Эта «добавка» обеспечивает консолидацию кооперативного ансамбля, необходимого для достижения данного результата. Одновременно в силу включения нового акта в последовательность имевшихся поведенческих актов формируются отношения нового элемента опыта с уже имевшимися в памяти организма.

Глава 16 СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА (ССП) В ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ ИССЛЕДОВАНИИ

1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ, ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ МЕТОДА ССП

1.1. Связанные с событиями потенциалы мозга

ССП представляют собой широкий класс электрофизиологических феноменов, которые специальными методами выделяются из «фоновой», или «сырой», электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Термин ССП – калька введенного Г. Воном термина Event-Related Potentials of the Brain, ERPs [Vaughan, 1969]. В характеристиках ССП проявляется связь активности мозга с событиями во внешней среде (например, с предъявлением стимулов), во внешне наблюдаемом поведении испытуемого (например, с двигательной активностью) и с психологическими характеристиками активности

испытуемого (например, с ожиданием или с принятием решения) [Rockstroh et al., 1982]. «Промежуточное» положение ССП (по выражению Т. Пиктона и Д. Стасса [Picton, Stuss, 1980]), с одной стороны, отражающих активность мозга, а с другой, – характеристики поведения и психологическую феноменологию, обладает очевидной привлекательностью для психофизиологов, поскольку может обеспечить экспериментальные основания для решения фундаментальных проблем психофизиологии (см. для обзора [Psychophysiol. Brain Res., 1990; Rohrbaugh et al., 1990; Event-Related, 1991]).

Краткая история метода ССП

Связь электрической активности мозга с событиями в окружающей среде и поведении впервые была продемонстрирована и описана англичанином Р.Кейтоном (Richard Caton) в 1875–1887 гг. и независимо от него русским ученым В.Я. Данилевским в 1875 г. [Brazier, 1984]. Эксперименты Кэтона были проведены на кроликах и обезьянах. Он помещал один регистрирующий электрод на обнаженную кору, а другой – на поверхность вертикального среза мозга и, используя в качестве стимула свет лампы или звук колокольчика, наблюдал изменения потенциала по колебаниям стрелки гальванометра. В этих опытах была открыта связь изменений коркового потенциала со стимуляцией разной модальности (свет, звук), с двигательной активностью животного, с уровнем бодрствования, а также отмечены региональные особенности активности коры и изменения электрической активности при фармакологических воздействиях. В 1890–1891 гг. А. Беком были исследованы потенциалы на свет в окципитальной коре и на звук – в височной. В 1898 г. В.Е. Ларионовым было проведено сопоставление вызванной электрической активности в разных областях коры. Таким образом, к началу XX в. был описан основной круг феноменов связи электрических потенциалов мозга с событиями и очерчены основные проблемы, которые до сих пор остаются актуальными (см. параграфы 3 и 4).

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕГИСТРАЦИИ И ОБРАБОТКИ ССП

2.1. Общая характеристика сигнала

ССП выделяют при помощи специальных методов из ЭЭГ. Частотный диапазон ССП включает полосу от 0 Гц до 3 кГц и ограничен, с одной стороны, сверхмедленной электрической активностью мозга [Илюхина, 1977], а с другой – спайковой активностью нейронов. Кроме ритмических колебаний на низкочастотном («ноль-частотном») краю этого диапазона выделяют такие электрические феномены, как постоянный потенциал (DC-potential) и сдвиги постоянного потенциала (DC-shifts, DC-fluctuations). Суммарная активность в полосе частот, превышающих 300 Гц, остается мало изученной [Думенко, 1979].

2.2. Стандартные способы получения воспроизводимой конфигурации ССП

Методические требования к регистрации ЭЭГ (установка электродов, выбор системы отведения, полосы пропускания усилителей, способы устранения артефактов) описаны в главе 2. Заметим, что для регистрации ССП разных типов применяют разные частотные полосы (например, для ранних компонентов ВП и УНВ, см. параграф 3). Поскольку анализ ССП включает рассмотрение их конфигурации, амплитудно-временных характеристик и топографии, применение монополярного отведения предоставляет возможность оценить отклонения этих параметров от некоторого единого стандарта. Это

обстоятельство делает очевидными преимущества монополярной системы отведения для исследования ССП.

2.3. Считывание сигнала

Для компьютерной обработки сигнала «сырая» ЭЭГ переводится в цифровую форму. Частота считывания мгновенных значений сигнала при этой процедуре («квантование», *sampling*) определяется согласно теореме Шеннона–Котельникова. Для того чтобы описать сигнал частоты F , частота считывания должна быть не меньше $2 F$, т.е. для того, чтобы описать, например, частоту колебаний 100 Гц, необходимо применить частоту считывания сигнала не менее 200 Гц.

2.4. Усреднение

В основе выделения ССП из сигнала ЭЭГ лежат следующие допущения:

1. в ситуации многократного повторения события регистрируемый сигнал ЭЭГ ($\sum S_i(t)$) является суммой двух компонентов: спонтанной ЭЭГ $S_i(t)$ и потенциала, связанного с событием $P_i(t)$;
2. компонент $S_i(t)$ распределен случайно для ряда последовательных повторений события;
3. компонент $P_i(t)$ постоянен для всех повторений события, т.е. сигнал при i -м повторении события в момент t представляет сумму:

При суммировании N сигналов, зарегистрированных при последовательных повторениях события, компонент $P_i(t)$ будет устойчив, а $S_i(t)$, как ошибка среднего значения, изменяется пропорционально величине $1/N$. Это означает, что, например, при исходном соотношении сигнала и шума 1:1, при суммировании 25 реализаций ЭЭГ в полученном ССП отношение сигнал/шум будет 1 : 5, а при 100 реализациях – 1 : 10. Для разных типов потенциалов применяют разное количество накоплений: например, для УНВ и $P 300$ достаточно 30–50 реализаций, а для потенциалов ствола мозга требуется от 4000 до 7000 реализаций (Hughes, 1985).

В качестве мгновенных значений накопленного ССП могут быть использованы не средние, а медианы [Rockstroh et al., 1982]. Медиана, в отличие от среднего, обладает свойством робастности, т.е. в значительно меньшей степени чувствительна к отклонениям выборки от нормального распределения. Хотя различия между средним и медианой уменьшаются по мере увеличения количества суммируемых реализаций и «медианные» кривые менее гладкие, чем усредненные, тем не менее, предпочтительно использование медианы, если артефакты (такие, как моргания) не могут быть устранены. При малом количестве реализаций следует предпочесть медиану или даже единичную реализацию.

2.5. Фильтрация

Случайная, «шумовая» составляющая единичной реализации ССП («сырой» ЭЭГ) может быть устранена посредством сглаживания.

АЛГЕБРАИЧЕСКИЕ ФИЛЬТРЫ

Суть данной процедуры состоит в скользящем «окне», которое представляет собой набор из p коэффициентов (где p – нечетное произвольное число, например, для $p = 5$ окно «0,5; 1,0; 2,0; 1,0; 0,5») по последовательности мгновенных значений сигнала, так что каждое значение в последовательности умножается на поставленный в соответствие ему коэффициент фильтра. Затем исходное значение сигнала, соответствующее «центральному» коэффициенту окна-фильтра, заменяется частным от деления суммы вычисленных произведений на сумму коэффициентов фильтра. После этого фильтр смещается на одно значение сигнала, и процедура повторяется, так что все исходные значения сигнала кроме $(p-1)/2$ мгновенных значений, примыкающих к границам эпохи анализа (эти значения должны быть исключены из дальнейшего анализа), заменяются на новые вычисленные значения. Очевидно, что свойства фильтра определяются количеством коэффициентов и их соотношением. Например, окно «1, 1, 1, 1, 1» сглаживает сигнал сильнее, чем «1, 5, 10, 15, 10, 5, 1», а «1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1» – еще сильнее.

ГАРМОНИЧЕСКАЯ ФИЛЬТРАЦИЯ

Гармоническая фильтрация основана на обработке спектров исходного сигнала, рассчитанных, например, при помощи быстрого преобразования Фурье (Fast Fourier Transformation – FFT). Спектр Фурье представляет собой сигнал в виде набора $\sin$ и $\cos$ функций, которые при суммировании образуют исходный сигнал, т.е. спектр Фурье содержит всю информацию об исходном сигнале. Действительно, алгоритм обратного преобразования Фурье (*FFT-1*) позволяет восстановить сигнал из спектра без потерь. Спектр Фурье представлен двумя доменами – частотным и фазовым. Первый содержит информацию о частотном составе сигнала, а второй – о фазовых сдвигах для разных частотных составляющих. Возможно произвольно изменять величины в том и другом доменах, например «вычеркивая» частоты, что после восстановления сигнала (при помощи *FFT-1*) проявится как изменение частотных характеристик сигнала: или исключение 50 Гц, или сглаживание сигнала, или устранение постоянной величины, или снятие медленных составляющих и т.д. Следует учитывать, что «хвосты» эпохи анализа, представленной спектром, будут искажены после восстановления сигнала из обработанного спектра, как и при алгебраической фильтрации.

2.6. Описание ССП

В результате накопления отрезков ЭЭГ, связанных с определенными событиями, их усреднения, цифровой фильтрации или других процедур, получают ССП – кривую, которую описывают как последовательность значений амплитуд или как последовательность колебаний (волн).

В морфологии ССП выделяют волны, колебания, отклонения и сдвиги (wave, oscillation, deflection, shift) – непосредственно наблюдаемые изменения потенциала, и компоненты – составляющие ССП, которые не обязательно совпадают с определенной волной/колебанием, могут взаимно перекрываться во времени и определять форму нескольких последовательных волн (ср. с понятием «синтетический компонент» [Naatanen et al., 1993; Rockstroh et al., 1982, p.107–108]). Для выделения компонентов потенциал описывают как последовательность значений амплитуд и применяют специальные процедуры, например реконструируют компоненты как разность мгновенных значений амплитуд волн ССП, зарегистрированных в ситуациях, когда предполагаемый компонент входит и не входит в состав ССП. Так выделяют, например, негативность, связанную с рассогласованием (mismatch negativity – MMN) [Naatanen et al., 1993], негативность, связанную с обработкой сигнала (processing negativity) [Ritter et al., 1984],

продолжающуюся негативность (sustained negativity) [Naatanen, Michie, 1979] и компоненты позднего позитивного комплекса (CNV, P300 и Slow Wave)[Sutton, Ruchkin, 1984].

Для идентификации волны или компонента используют: 1) амплитудно-временные характеристики: полярность (позитивное или негативное отклонение, обозначаются Р и N соответственно), длительность, латентный период начала отклонения или его пика по отношению к моменту появления события (полярность и латентный период колебания обозначают, например, P100, N200) или его порядковый номер (например, P1, N1, P2..., P3 и т.д.), амплитуду от «нулевой линии» (baseline) или «от пика до пика» (peak-to-peak amplitude); 2) распределение амплитуд по скальпу (topography); 3) связь с событием, с его характеристиками; 4) связь с задачей (task dependence).

Волны ССП, идентифицированные как принадлежащие к одному и тому же классу, могут существенно различаться по амплитуде и временным характеристикам, например, колебание P300 может развиваться с латентным периодом от 250 до 1500 мс. Именно поэтому при сопоставлении формы волн применяют как сравнение мгновенных значений амплитуд волн, так и статистики пиковых значений амплитуд и латентных периодов.

2.7. Особенности метода ССП

В последние десятилетия разработаны методы регистрации активности мозга, обладающие значительными исследовательскими возможностями (см. также гл. 2). Однако и при разработке новых методов исследований активности мозга, и при верификации результатов, получаемых при помощи этих методов, электрическая активность мозга широко используется как референтный способ анализа. «Привилегированное» положение метода ССП объясняется простотой регистрации, не требующей хирургического вмешательства (неинвазивностью), возможностью наблюдать активность многих областей мозга в динамике, в течение длительных интервалов времени, при выполнении сложных задач, у здоровых испытуемых любого возраста, у пациентов и у животных. Ограничения и преимущества ССП как исследовательского инструмента можно видеть при его сопоставлении с другими методами (включая и методы, основанные на регистрации ЭЭГ). Особенности метода ССП важно учитывать при его совместном использовании с другими современными методами исследования активности мозга [Gevins et al., 1995]. Сопоставимость результатов, получаемых различными методами, включая ССП, обеспечивается тем, что все они являются дополнительными описаниями метаболизма мозговой ткани (см. [Event-Related, 1991]).

3. ФЕНОМЕНОЛОГИЯ И ТИПОЛОГИЯ ССП

Одним из наиболее значительных результатов, которые получены при изучении ССП, является описание различных потенциалов, связанных по времени с определенными событиями и имеющих специфические амплитудно-временные характеристики, конфигурацию и топографию.

3.1. Зрительные вызванные потенциалы

Зрительные вызванные потенциалы (ЗВП, visual evoked potentials - VEP) [Шарас, 1975; Рутман, 1979; Максимова, 1982; Rockstroh et al., 1982] регистрируются в ситуации предъявления зрительной стимуляции – вспышек или каких-либо структурированных изображений (геометрических или предметных). В последовательности колебаний ЗВП,

зарегистрированных со скальпа, выделяют волны (см. параграф 2.6) *P40*, *N70*, *P100-130*, а также комплекс волн *N240-420* (рис. 16.1 А). Волны с ЛП до 80 мс более выражены во фронтальных отведениях, что связывают с вкладом в ЗВП потенциала электроретинограммы (см. гл. 2). Начиная с 70 мс волны максимально представлены в постцентральных отведениях (*T5*, *T6 O1*, *O2*, *Oz*).

3.2. Слуховые вызванные потенциалы.

Слуховые вызванные потенциалы (СВП, auditory evoked potentials – АЕР) [Шагас, 1975; Рутман, 1979; Rockstroh et al., 1982; Hughes, 1985] регистрируются в ситуации предъявления слуховой стимуляции (тонов различной частоты, интенсивности и длительности). Комплекс из восьми волн, развивающийся в интервале до 15 мс после стимула, амплитудой 0,1–0,5 мВ, максимально выраженный в вертексе (*Cz*), называют **слуховым потенциалом ствола мозга** (brain stem auditory evoked potentials – ВАЕР). Предполагают, что эти волны отражают вызванную активность в структурах слухового анализатора – от слухового нерва до медиального коленчатого тела. Среднелатентные (*N0*, *P0*, *Na*, *Pa*, *Nb*) и длиннolatентные колебания *P50-80* (*P1*), *N80-120* (*N1*), *P160-200* (*P2*), *N200-250* (*N2*), имеют максимальную амплитуду в центральных и фронтальных отведениях, хотя наиболее позднее из них – *P300* (*P3*), преимущественно выражено в постцентральных отведениях (рис. 16.2 А).

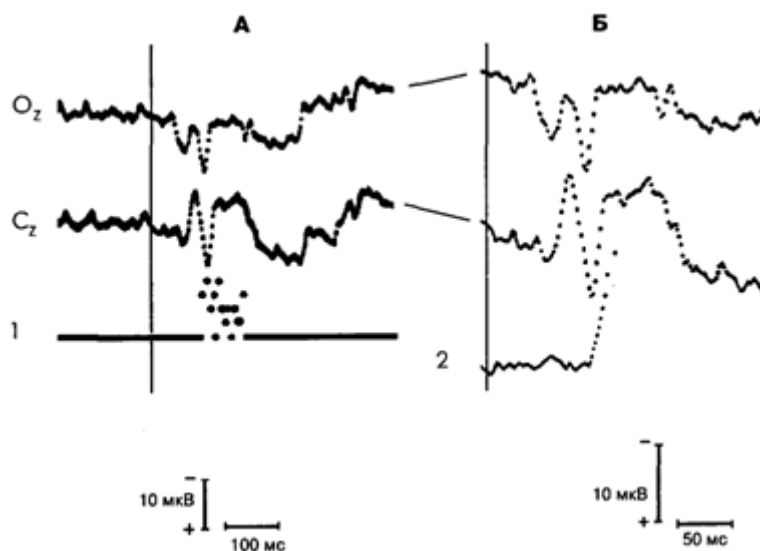


Рис. 16.1. ЗВП, усредненные от момента предъявления вспышки света высокой интенсивности (0.26 Дж), $N = 30$

Испытуемые должны были как можно быстрее нажимать на кнопку при предъявлении вспышки света. А – *Cz*, *Oz* (отведения ЭЭГ); 1 – распределение ЛП начало активации mm. thenar; Б – соотношение компонентов ЗВП с накопленной ЭМГ-активностью (2). Момент предъявления вспышки отмечен вертикальной линией.

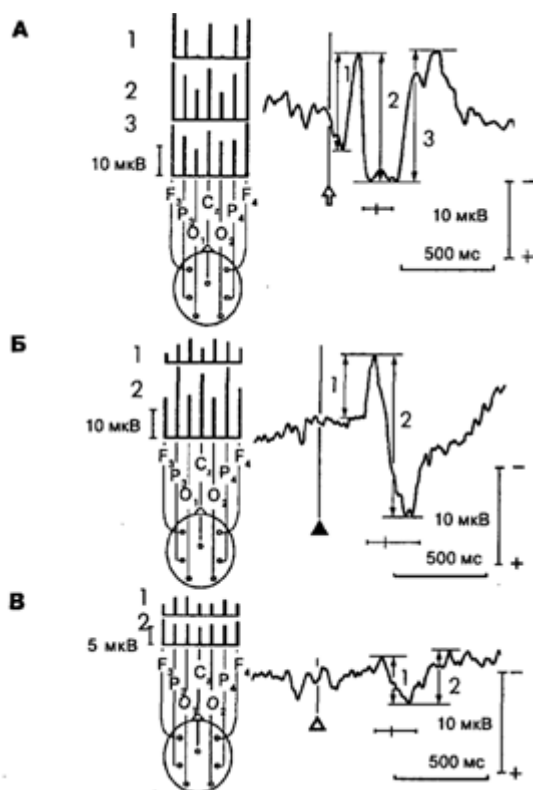


Рис. 16.2. Потенциалы, усредненные от предъявляемых сигналов

ССП зарегистрированы в ситуации обнаружения светового порогового сигнала. Серию вспышек нарастающей интенсивности (от 10–5 до 10–2 нт) предъявляли после предупреждающего сигнала. Испытуемый должен был нажимать кнопку после первой из обнаруженных вспышек. Регистрировали семь отведений ЭЭГ, ЭОГ, ЭМГ и механограмму нажатия кнопки.

На каждом фрагменте рисунка представлены: усредненный потенциал (для одного испытуемого), основные компоненты обозначены арабскими цифрами (*справа*); распределение средних значений амплитуд соответствующих компонентов потенциала по разным отведениям (для группы испытуемых) (*слева*).

А – СВП, усредненный от звукового тона (60 дБ, указан стрелкой), отведение $P\ 3\ N = 30$. Под потенциалом отмечен интервал наиболее вероятного появления (95% событий) микронажатий и саккадических движений глаз; *Б*– ЗВП, усредненный от момента обнаруженной вспышки света (черный треугольник), отведение $O\ 2\ N = 116$. Под потенциалом отмечен интервал наиболее вероятного начала нажатия на кнопку (95% событий); *В* – ЗВП, усредненный от необнаруженных вспышек света (белый треугольник), отведение $O\ 1\ ,\ N = 101$. Внизу отмечен интервал наиболее вероятного появления (95% событий) микронажатий и саккадических движений глаз

3.3. Соматосенсорные вызванные потенциалы

Соматосенсорные вызванные потенциалы (ССВП; somatosensory evoked potentials, SEP) [Шагас, 1975; Рутман, 1979; Rockstroh et al., 1982] регистрируются в ситуации механической или электрической черезкожной стимуляции периферических нервов. Колебания устойчивой конфигурации регистрируются со скальпа, начиная с P15. Колебания N20, P20, P25 и P45 максимально выражены в контралатеральном нанесенному раздражению полушарии (поля 1 и 3). Развитие колебания ЛП связывают

преимущественно с активностью в постцентральной извилине. Колебания с ЛП более 50 мс представлены слева и справа, комплекс колебаний сложной конфигурации с ЛП более 100 мс (включая Р300) проявляется преимущественно в центральных и париетоокципитальных отведениях [Rockstroh et al., 1982].

3.4. Потенциалы, связанные с выполнением движений

Потенциалы, связанные с выполнением движений (ПСВД, movement-related potentials – MRP, movement-related brain potentials – MRBP; в русскоязычной литературе используют неточный термин «моторные вызванные потенциалы – МВП»). К этой группе феноменов, впервые описанных Н.Н. Kornhuber и L. Deecke (см. [Rockstroh et al., 1982; Deecke et al., 1984; Иванова, 1991]), относят потенциалы, которые выделяются усреднением от начала быстрых произвольных движений, определяемых по ЭМГ или механограмме (рис. 16.3 А). На интервале около 1 с до начала движения развивается медленное негативное отклонение – потенциал готовности (Bereitschaftspotential, BP, readiness potential), в первые 500 мс представленный билатерально-симметрично в прецентральных и парietальных отведениях, а в следующие 500 мс лучше выраженный в центральных отведениях, контралатеральной движущейся части тела. Потенциал готовности завершается приблизительно за 150 мс до начала движения коротким позитивным колебанием (премоторная, или преддвигательная позитивность – ПМП, premotion positivity – PMP). Распределение амплитуд ПМП по скальпу характеризуется высокой межиндивидуальной вариативностью. Последующая негативность (моторный потенциал, МП, motor potential – MP) совпадает во времени с началом движения и максимально выражена в центральных или прецентральных областях, контралатеральной движущейся части тела. После МП развивается позитивная волна, называемая потенциалом реафферентации (reafferent potential, response after potential, RAP). Характерная для баллистических движений конфигурация ССП может изменяться так, что при выполнении плавных, длительных и медленных движений регистрируются ССП с небольшой амплитудой колебаний (рис. 16.3 Б).

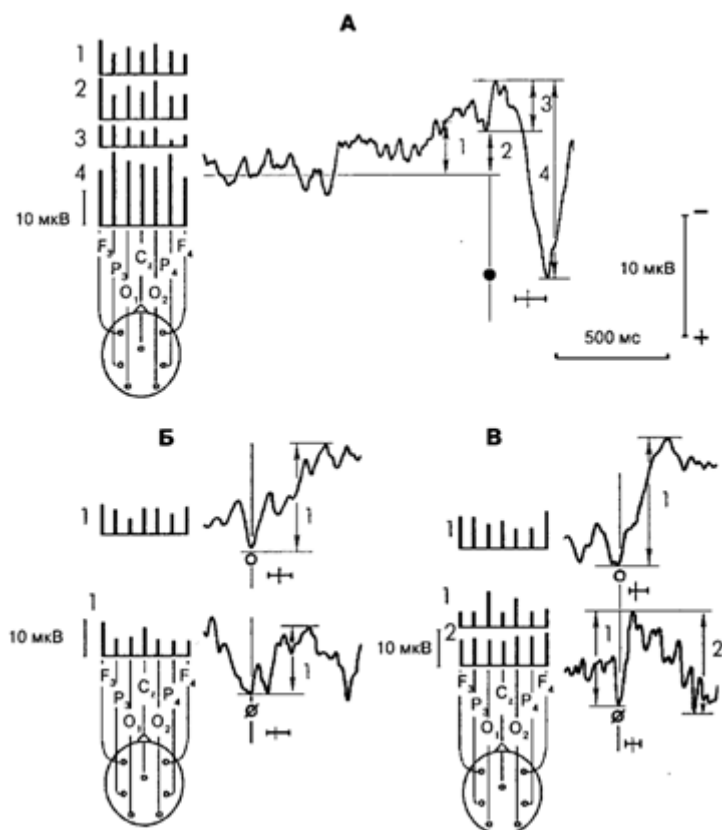


Рис. 16.3. Потенциалы, связанные по времени с двигательной активностью

А – ПСВД, усредненные от начала ЭМГ-активаций (черный кружок) при нажатии на кнопку после обнаруженной вспышки света, отведение *O 1*, $N=101$, внизу отмечен размах распределения окончаний движения. *Б*– ПСВД, усредненные от начала микронажатий: первых после звукового тона (белый кружок), отведение *P 3*, $N=15$ (вверху); на этапе наблюдения (перечеркнутый кружок), отведение *F 3* $N=33$ (внизу). *В* – *I*- потенциалы, усредненные от начала саккадических движений глаз: от первых после звукового тона (белый кружок), отведение *F 4* $N=17$ (вверху); на этапе наблюдения (перечеркнутый кружок), отведение *O 2* $N=14$ (внизу). Под каждым потенциалом на *Б* и *В* показаны распределения окончаний движений. Остальные обозначения см. на рис. 16.2

3.5. Условная негативная волна

Условная негативная волна (УНВ, contingent negative variation – CNV, или волна ожидания, expectancy wave – E-wave). В ситуации предъявления двух стимулов, первый из которых служит предупреждающим, а второй – императивным (т.е. сигналом к началу заданного инструкцией действия), в интервале между ними наблюдается медленное негативное отклонение потенциала. Впервые этот феномен был описан в экспериментах на кроликах В.С. Русиновым в 1962 г., а в 1964 г. зарегистрирован у человека Греем Уолтером (см. [Кануников, 1980]). Негативная волна начинается приблизительно через 400 мс после предупреждающего сигнала и завершается высокоамплитудной позитивностью после императивного сигнала. При коротком интервале между предупреждающим и императивным стимулами УНВ представляет собой унитарное медленное колебание, в котором при увеличении интервала между стимулами выделяют два компонента: О-компонент, проявляющий связь с ориентировочным компонентом активности, более выраженный во фронтальных отведениях, и Е-компонент, связанный с готовностью к действию и выраженный преимущественно в центральных и постцентральных областях (рис. 16.4 А).

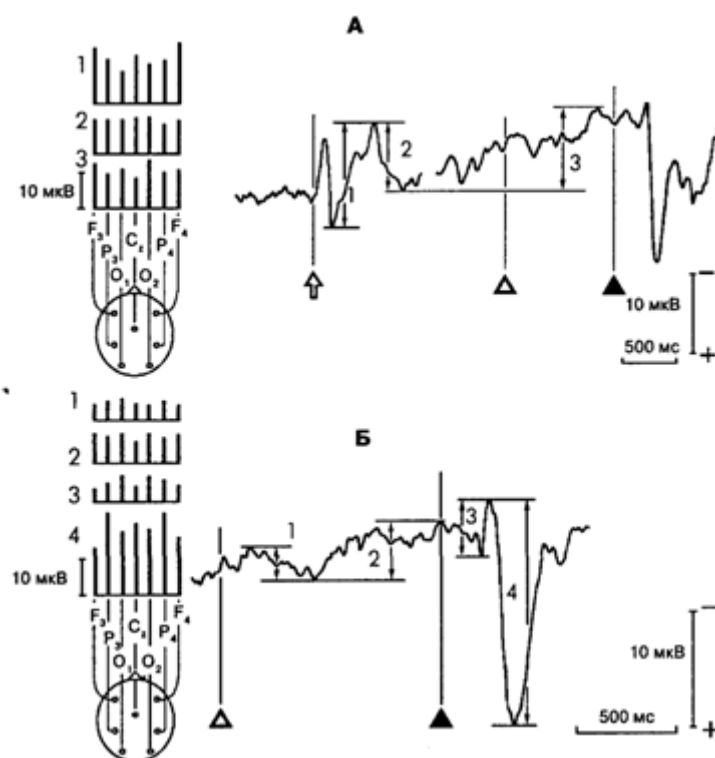


Рис. 16.4. Потенциалы, связанные с задачей обнаружения

A – фрагменты УНВ, усредненные от предупреждающего сигнала (стрелка) и императивного сигнала (черный треугольник), отведение *F 3*, *N*=22; *B* – потенциалы, связанные с обнаружением сигнала (черный треугольник – обнаруженная, белый треугольник – необнаруженная вспышка света), отведение *O1*, *N*=45. Остальные обозначения см на рис. 16.2

3.6. Колебание P300

Колебание *P300* (*P3* ; позднее позитивное колебание, late positive wave). Впервые этот феномен был описан в 1965 г. С.Саттоном (см. [Sutton, Ruchkin, 1984]) как позитивная волна, амплитуда которой зависит не от физических характеристик стимула, а от степени неопределенности, разрешаемой при его предъявлении. Для исследования *P300* наиболее часто используют ситуацию предъявления двух сигналов в случайном порядке, варьируя их вероятности (oddball paradigm). В случае привлечения внимания к более редким стимулам или при каких-либо операциях с ними, например при их счете или обнаружении, развивается волна *P300* (см. рис. 16.4 Б, фрагмент 4). Колебание *P300* имеет сложную структуру. В нем выделяют компоненты *P3 a* и *P3 b*. Вопреки точному наименованию, к этому классу феноменов относят позитивные колебания с ЛП от 250 до 600 мс, и даже до 1500 мс. Волна *P300* максимально выражена в центрo-париетальных отведениях [Pritchard, 1981; Rockstroh et al., 1982; Sutton, Ruchkin, 1984; Aleksandrov, Maksimova, 1985].

3.7. Принципы упорядочения феноменологии ССП

Перечень известных типов ССП постоянно пополняется, и нет оснований считать его близким к завершению [Donchin, Isreal, 1980]. Приведем в качестве примеров наиболее известные феномены: *N 200* связанный с некоторыми аспектами процесса распознавания; *N 400* – с семантическим рассогласованием; *Na* – с распознаванием паттерна; *Nd* – с определением канала, по которому поступает обрабатываемый сигнал; *MMN* – негативность, связанная с рассогласованием; негативный потенциал направленного внимания, связанный с предвосхищением изменения направления движения сигнала при выполнении задачи слежения; финальный потенциал (низкоамплитудная позитивность и последующая медленная негативность, связанные с окончанием произвольного движения); лямбда-потенциал (1-potential) – комплекс колебаний, связанный с саккадическими движениями глаз (см. рис. 16.3 В); ССП, связанные с обнаружением сигнала (см. рис. 16.4 Б); ССП, связанные с целенаправленными движениями и мн. др. [Cooper et al., 1977; Yagi, 1979; Deecke et al., 1984; Ritter et al., 1984; Максимова, Александров, 1987; Иванова, 19916; Naatanen et al., 1993].

Предполагается, что чем больше будет известно различных типов потенциалов, тем более подробно можно будет описывать активность мозга в поведении [Sutton, Ruchkin, 1984]. При этом одной из самых важных задач становится упорядочение феноменологии потенциалов, т.е. построение классификации, определяющей как соотношение между уже известными типами ССП, так и место для новых феноменов.

В настоящее время общепринятой классификации ССП не существует. Можно выделить несколько принципов упорядочения феноменологии ССП, используемых исследователями.

По мнению Б. Рокстроха [Rockstroh et al., 1982], наиболее общим и исходным является разделение ССП на экзогенные и эндогенные. К экзогенным относятся колебания ССП с ЛП менее 100 мс, модально-специфическим распределением амплитуд по скальпу, высокой интраиндивидуальной стабильностью характеристик и зависимостью параметров от физических характеристик стимула (ср. ЗВП, зарегистрированные при различной интенсивности вспышек света, на рис. 16.1 и на рис. 16.2 Б и В). Для эндогенных ССП характерны: ЛП более 100 мс, широкое модально-неспецифическое распределение амплитуд по поверхности головы, независимость характеристик ССП от физических свойств события, их вызвавшего, связь параметров ССП с задачей, которую выполняет испытуемый, а также с его психологическим состоянием.

Из этого же принципа исходили Р. Наатанен и П.Т. Мичи [Naatanen, Michie, 1979], которые построили классификацию эндогенных негативностей: потенциала готовности, О- и Е- компонентов УНВ, негативности, связанной с речью, продолжительного негативного сдвига (sustained negative shift), негативности, связанной с рассогласованием (mismatch negativity, MMN), и многих других феноменов. Классификация построена на нескольких категориях признаков – на характеристиках ситуаций, в которых феномены выявляются, а также на психических функциях, вовлекающихся в решение задачи. Некоторые феномены не вошли в классификацию (негативность, связанная с речью), а некоторые (О-компонент УНВ) – оказались принадлежащими к двум ее классам одновременно.

Принцип деления потенциалов на экзогенные и эндогенные, а также связанным с ним делением на поздние и ранние, специфические и неспецифические является весьма условным и не согласуется с результатами нескольких направлений исследований. Экспериментально показана зависимость параметров ранних компонентов ВП от характеристик поведения [Швырков, 1978; Максимова, 1982; Desmedt, 1984]. Установлена зависимость от уровня бодрствования и состояния внимания для волн слухового потенциала ствола мозга с ЛП менее 10 мс [Hughes, 1985]. В то же время известна зависимость характеристик поздних компонентов ВП от физических характеристик стимуляции (например, амплитуды, топографии и ЛП Р300 от модальности и интенсивности стимула) [Рутман, 1979; Pritchard, 1981].

Широко распространенная классификация Г. Бона [Vaughan, 1969] перечисляет сенсорные вызванные потенциалы (ЗВП, СВП, ССВП), которые по времени связаны с предъявлением стимулов; потенциалы, связанные с подготовкой и выполнением движений (ПСВД); потенциалы с продолжительными латентными периодами, которые связаны со «сложными психологическими явлениями» (УНВ, Р300 и др.), а также сдвиги постоянного потенциала.

Итак, в современных исследованиях сосуществуют несколько несовпадающих друг с другом, неполных и внутренне противоречивых классификаций ССП. Это приводит к тому, что остаются неопределенными отношения между уже известными ССП. Принятые способы упорядочения феноменологии ССП по существу представляют собой не классификации, а лишь перечисления, каталоги феноменов [Donchin, Isreal, 1980; Rockstroh et al., 1982].

Очевидно, что система классификации ССП, количество классов и соотношения между ними зависят от общего представления о том, какие процессы, лежащие в основе поведения, отражаются в ССП.

4. ПРОБЛЕМА ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ ССП

В рамках коррелятивной психофизиологии (см. [Швырков, 1995] и гл.14) предполагается, что колебания (компоненты) ССП отражают специфические функции структур мозга, которые реализуют соответствующие психические функции, т.е. имеют определенное функциональное значение. Чтобы найти функциональное значение ССП, необходимо установить взаимоднозначное соответствие между ССП, гипотетическим источником – структурой мозга и реализацией определенной психической функции (процесса, поведенческого феномена).

При определении функционального значения ССП предполагается, что использование строгих процедур эксперимента и точных инструкций испытуемым, т.е. связь с задачей, предопределяет активацию определенных структур мозга и вовлечение соответствующих психических функций. При этом по топографии амплитуд колебания ССП может быть выявлена структура мозга – локальный источник этого колебания, по ЛП колебания – время, необходимое для проведения и развития нервного процесса, по полярности – наличие процесса возбуждения или торможения, интенсивность которого может проявляться в амплитуде колебания [Шагас, 1975; Рутман, 1979; Rockstroh et al., 1982].

4.1. Психологические корреляты

Поиски психологических коррелятов ССП показали, что:

1. один и тот же ССП связан со многими психологическими процессами (функциями)
2. одни и те же психические функции оказываются связанными с разными ССП.

Так, например, амплитуда, ЛП и топография РзДЦ связаны с принятием решения, ожиданием, ориентировочной реакцией, значимостью стимула, степенью субъективной уверенности, процессом сравнения, рассогласованием, осознанием и неосознаваемыми процессами, а также характеристиками эпизодической памяти. В то же время процесс внимания оказывает влияние на характеристики ранних и поздних компонентов ВП, Р300, УНВ и потенциала готовности [Шагас, 1975; Рутман, 1979; Pritchard, 1981; Rockstroh et al., 1982; Psychophysiol. Brain Research, 1990; Rohrbaugh et al., 1990; Event-Related, 1991]. Следует заметить, что многозначность связей ССП с психологическими и поведенческими переменными вопреки исходным предположениям о функциональном значении ССП оказалась узаконенной в исследовательской практике как основной многократно подтвержденный факт. Правила публикаций исследований ССП требуют детальнейшего описания ситуации эксперимента и состояния испытуемого, включая его принадлежность к какой-либо социальной группе, степень заинтересованности, атмосферное давление и температуру воздуха и т.п. [Donchin et al., 1977].

4.2. Мозговые источники

Поиски мозговых источников ССП показали следующее:

1. любое колебание ССП, регистрируемое с поверхности головы, представляет собой отражение активности множества корковых и подкорковых структур;

2. разным типам ССП соответствуют перекрывающиеся наборы активных областей мозга [Squires et al., 1983; Wood et al., 1984; Илюхина, 1977; Иванова, 1991].

Продемонстрирована тесная, но непостоянная связь между корковыми и подкорковыми эквивалентами поверхностных ССП, например показана несинхронность, инверсия полярности и непостоянство локализации подкорковых эквивалентов УНВ в повторных пробах [Илюхина, 1977].

Попытки уточнить локализацию источников ССП, применяя регистрацию активности отдельных нейронов, продемонстрировали, что любому колебанию ССП, сопровождающему поведение, соответствуют активации нейронов в большом количестве разных структур мозга [Швырков, 1978, 1995] (см. гл. 14). Не удалось выявить и точного соответствия между полярностью волн ССП и количеством активирующихся нейронов [Думенко, 1979; Максимова, Александров, 1987].

Основной результат поиска функционального значения состоит в том, что каждое колебание или компонент ССП: 1) является электрическим проявлением одновременной активности множества мозговых структур и 2) может быть поставлен в соответствие множеству психологических феноменов, функций и процессов. Очевидно, что этот факт находится в очевидном противоречии с исходной гипотезой о взаимоднозначном соответствии активности определенной структуры мозга и определенного психологического (поведенческого) явления. Поскольку проблема функционального значения ССП остается нерешенной, принцип классификации феноменологии ССП в коррелятивной психофизиологии остается неопределенным (см. параграф 3).

Можно предположить, что многозначность связей ССП с активностью мозга и с психологическими переменными представляет собой не непосредственное следствие несовершенства методов исследования активности мозга или нечеткости психологической терминологии [Donchin, Isreal, 1980], а является важным, надежно подтвержденным экспериментальным фактом. Этот факт не получил непротиворечивого объяснения в рамках морфофункциональных представлений об организации поведения, поскольку искомое взаимоднозначное соответствие структур и функций составляет один из исходных постулатов этого подхода.

5. ССП КАК ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА

ССП представляют собой суммарный электрический потенциал различных компонентов ткани мозга, вклад в который вносят нейроны (сома, дендриты и аксоны), глиальные клетки, мембраны клеточных органелл (например, митохондрий), элементы гематоэнцефалического барьера, кровеносные сосуды, динамика электролитов межклеточных жидкостей и т.д. [Rockstroh et al., 1982]. Протекание процессов, отражающихся в ССП, в том числе и активность нейронов, согласовано в рамках поведения, рассматриваемого в системной психофизиологии как взаимоотношение целостного организма со средой [Швырков, 1978, 1995] (см. гл. 14). Следовательно, феноменология ССП детерминирована динамикой компонентов структуры индивидуального опыта субъекта, которая лежит в основе поведения. Под компонентами структуры индивидуального опыта понимаются единицы опыта (см. гл. 14), а также их объединения и взаимоотношения между ними.

Компоненты структуры опыта представлены группами нейронов различных структур мозга, специализированными относительно систем поведенческих актов. Активность этих нейронов обеспечивается согласованным метаболизмом тканей мозга. Именно поэтому ССП отражают динамику активации групп нейронов, соответствующих компонентам опыта. Специфика актов поведения, которые осуществляются для достижения результатов, удовлетворяющих потребности субъекта, определяется составом актуализированных компонентов опыта, поэтому в параметрах, сопровождающих поведенческие акты ССП, отражаются разнообразные психологические характеристики реализующегося поведения. Эта гипотеза о соотношении ССП и процессов, лежащих в основе поведения, объясняет экспериментально показанную связь ССП с одновременной активностью многих областей мозга, а также с различными проявлениями и психологическими описаниями поведения. Заметим, что приведенные положения соответствуют фундаментальному принципу неразделимости целостного поведения на изолированные «сенсорные», «моторные», «эмоциональные», «мотивационные» и другие составляющие [Швырков, 1978, 1995]. Например, отказ от регистрации двигательной активности при изучении ЗВП лишь сужает возможности исследования, но не отменяет неустранимую двигательную активность субъекта.

Взаимодействие субъекта с окружающей средой осуществляется как последовательность поведенческих актов. Хотя специфика поведенческого акта определяется конкретным набором актуализированных компонентов опыта и их взаимоотношениями, последовательность изменений состава компонентов опыта на протяжении каждого акта обладает общими чертами для разных поведенческих актов, независимо от их содержания [Максимова, Александров, 1987; Александров и др., 1997].

5.1. Потенциал универсальной конфигурации

Сопоставление ССП, сопровождающих поведение испытуемых в различных экспериментальных ситуациях, показывает, что реализации и смене поведенческого акта соответствует потенциал универсальной конфигурации (см. рис. 16.4, А). Основными составляющими этого потенциала являются позитивно-негативный комплекс, наблюдающийся в начале реализации акта, следующая за ним медленная позитивность, за которой развивается негативная волна, сопровождающая реализацию акта, а затем – негативно-позитивный комплекс, соответствующий переходу к следующему акту. Начальные фрагменты универсального потенциала более ярко выражены во фронтальных и центральных, а завершающие – в париетоокципитальных отведениях.

Потенциал универсальной конфигурации устойчиво воспроизводится в ситуации обнаружения зрительных, слуховых и тактильных сигналов, в стратегической игре с партнером, при обнаружении движущихся объектов, исполнении партии на музыкальных инструментах, в различных ситуациях, используемых для исследования УНВ, ПСВД и сложных навыков, в ситуации вероятностного прогнозирования, у человека и у животных различных видов [Александров, 1985; Aleksandrov, Maksimova, 1985; Максимова, Александров, 1987; Александров и др., 1997].

Негативная волна потенциала универсальной конфигурации, сопровождающая реализацию поведенческого акта, разделена на фрагменты низкоамплитудными позитивностями, которые соответствуют во времени движениям (например, пальца и/или глаз; см. рис. 16.3 Б и В). Для различных экспериментальных парадигм, например при регистрации ЗВП в ситуации простого времени реакции (см. рис. 16.1 Б), СВП и ЗВП в ситуации обнаружения (см. рис. 16.2 А, Б, В) характерно совпадение во времени позитивных колебаний потенциала и начала движений испытуемых [Максимова, 1982;

Максимова, Александров, 1987]. Это продемонстрировано также в экспериментах на животных [Александров, 1985].

Сопоставление основных составляющих потенциала универсальной конфигурации с динамикой актуализации компонентов структуры опыта, установленной при исследовании активности корковых нейронов, которые специализированы относительно систем определенных поведенческих актов, показало (рис. 16.5), что конфигурация ССП отражает необходимые этапы преобразования наборов компонентов опыта в процессе реализации поведения: позитивизация – уменьшение специфичности набора (см. рис. 16.5, фрагменты 2 и 3), а негативизация – увеличение специфичности набора компонентов опыта по отношению к достигаемому результату поведения (см. рис. 16.5, фрагмент 4). Амплитуда колебаний отражает объем изменений наборов компонентов опыта, крутизна фронтов и длительность колебаний – скорость этих изменений, а особенности их топографии – соотношения количеств нейронов, представляющих различные компоненты структуры опыта, в разных структурах мозга [Aleksandrov, Maksimova, 1985; Максимова, Александров, 1987; Александров и др., 1997]. С этой точки зрения связь позитивных колебаний с двигательной активностью отражает изменение состава набора актуализированных элементов опыта, которое лежит в основе перехода от одного этапа поведения к другому.

5.2. Основания классификации ССП

Различные типы ССП представляют собой не специфические феномены [Швырков, 1978], а фрагменты или варианты анализа потенциала универсальной конфигурации в соответствии с различными аспектами описания поведения и событиями во взаимоотношениях субъекта с внешней средой. В соответствии с тем или иным аспектом анализа один и тот же фрагмент потенциала универсальной конфигурации, зарегистрированный в ситуации обнаружения сигнала, может быть отнесен к разным типам ССП. Например, фрагмент ССП, совпадающий по времени с завершением акта ожидания предъявления вспышки света; может быть описан как ЗВП по отношению к вспышке света, как «негативно-позитивный комплекс, связанный с обнаружением сигнала», – по отношению к обнаруживаемому сигналу; как «комплекс Е- волна – высокоамплитудная позитивность» – по отношению к императивному значению того же сигнала (если методика предусматривает регистрацию двигательной активности, то этот комплекс может быть интерпретирован как ПСВД; ср. рис. 16.2 Б; рис. 16.3 А; рис. 16.4 А и Б) [Максимова, 1982; Максимова, Александров, 1987]. В коррелятивной психофизиологии для регистрации каждого типа потенциалов стремятся к применению «рафинированных» экспериментальных ситуаций, позволяющих, как предполагается, «изолировать» отдельные аспекты поведения и психические процессы. Приведенные данные показывают, что в ситуации в которой не предусмотрено такого расчленения поведения, можно выделить основные типы ССП, не нарушая самых строгих критериев идентификации.

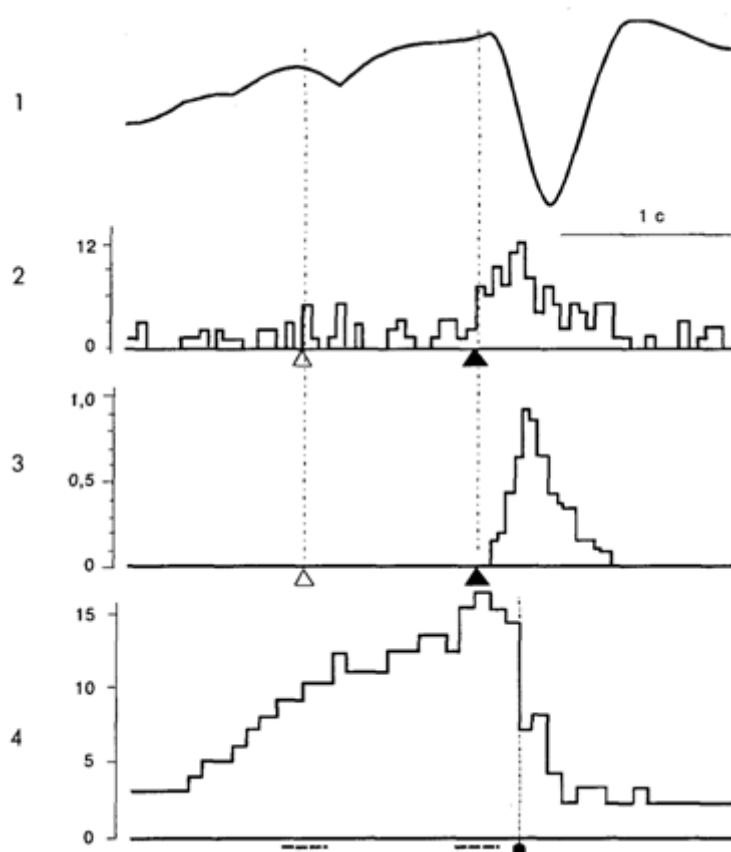


Рис. 16.5. Соотношение компонентов потенциала универсальной конфигурации с характеристиками активации совокупностей нейронов, специализированных относительно последовательных этапов поведения при обнаружении сигнала у кролика

1 – схема потенциала, ЛП и амплитуды колебаний (средние данные по 10 животным); 2 – распределение начала и завершения активации корковых нейронов; 3 – распределение вероятности одновременной активации нейронов, специализированных относительно последовательных этапов поведения, которое совпадает по времени с развитием высокоамплитудной позитивной волны; 4 – распределение количества нейронов, связанных с актом ожидания предъявления сигнала при разных исходах обнаружения: либо при правильных обнаружениях, либо при ложных тревогах (количество нейронов, специфически связанных с конкретным исходом обнаружения, увеличивается на протяжении развития медленной негативной волны).

Фрагменты 1, 2 и 3 совмещены по моментам предъявления вспышек света (обнаруженная вспышка – черный треугольник, необнаруженная – белый треугольник). На фрагменте 4 (черный кружок – момент начала движения после обнаруженной вспышки света) подчеркнуты интервалы распределений предъявленных вспышек света

Поскольку в ССП отражается динамика актуализации индивидуального опыта, основанием для построения классификации ССП могут быть характеристики этой динамики: количество, степень актуализации и взаимоотношения компонентов структуры опыта, характерные виды и этапы трансформации их составов, а также особенности их распределения по различным областям мозга [Максимова, Александров, 1987; Александров и др., 1997].

Важно отметить, что предлагаемый подход к классификации ССП не только учитывает основные феномены, выявленные при исследованиях ССП, но, вводя их в контекст

исследования поведения, позволяет дать им собственно психофизиологическую трактовку.

6. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ССП

Эффективность использования ССП как метода психофизиологического исследования определяется решением основной проблемы: каково соотношение параметров ССП, активности мозга, феноменов поведения и психологических явлений. Решение этой проблемы необходимо: 1) для построения классификации, непротиворечиво включающей известные ССП и предусматривающей места для новых ССП т.е. классификации, которая может заменить существующие каталоги феноменов ССП и 2) для того, чтобы по характеристикам ССП судить о скрытых для непосредственного наблюдения процессах, которые лежат в основе поведения.

Вывод, который можно сделать на основании многочисленных исследований, посвященных различным аспектам этой проблемы, состоит в многозначности связей ССП с активностью мозговых структур и феноменами поведения. Этот вывод находится в противоречии с предполагаемым в коррелятивной психофизиологии взаимоднозначным соответствием между ССП, активностью мозга и психологическими характеристиками поведения. Полагают, что разрешить это противоречие можно, уточняя психологическую терминологию, фокусируя экспериментальные процедуры на конкретных психологических процессах и разрабатывая точные методы определения источников биоэлектрических феноменов.

С позиций системной психофизиологии многозначность связей ССП с активностью мозговых структур и феноменами поведения представляет собой важнейший экспериментальный факт. Гипотеза о том, что характеристики ССП отражают динамику индивидуального опыта, предполагает существование связи любых феноменов ССП с одновременной активностью многих областей мозга и различными психологическими описаниями текущего поведения. В таком случае проблема соответствия параметров ССП, активности мозга, феноменов поведения и психологических явлений будет решена, если:

1. будут разработаны методики, позволяющие одновременно оценивать различные характеристики целостного поведения субъекта, и, исходя из объективного описания внешне наблюдаемого поведения, реконструировать структуру и динамику индивидуального опыта субъекта;
2. будет установлено соответствие между формальным количественным описанием структуры и динамики индивидуального опыта и психологическими описаниями текущего поведения;
3. будет установлено соотношение между активностью совокупностей нейронов с различной системной специализацией и основными параметрами динамики индивидуального опыта, учитывая принадлежность нейронов к тем или иным структурам мозга и их морфологическую специфику.

Именно с решением этих вопросов связаны перспективы использования метода ССП для психофизиологического изучения поведения в строго регламентированных парадигмах, традиционных для экспериментальной и клинической практики, а также не регламентированной экспериментатором произвольной предметной деятельности человека.

Глава 17 ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

1. КОНЦЕПЦИЯ СВОЙСТВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Проблема индивидуально-психологических различий между людьми всегда рассматривалась в отечественной психологии как одна из фундаментальных. Наибольший вклад в разработку этой проблемы внесли Б.М. Теплов и В.Д. Небылицын, а также их коллеги и ученики. Подавляющее большинство работ отечественных исследователей проблемы индивидуально-психологических различий было выполнено в рамках единой методологии, интегрирующей представления об основных уровнях организации индивидуальности. Теоретическая и методологическая целостность этих работ особенно отчетливо выступала на фоне необозримого количества исследований по этой проблематике, проведенных в мировой психологии. Именно поэтому в данной главе рассматриваются главным образом работы отечественных дифференциальных психофизиологов, оказавших наибольшее влияние на развитие теоретических и методологических оснований психологии индивидуальных различий.

В качестве теоретической основы в этих исследованиях выступала концепция свойств нервной системы, разработанная И.П. Павловым. Данная концепция была подвергнута анализу рядом авторов как в нашей стране, так и за рубежом [Biological bases of individ. differ., 1972; Русалов, 1979; Mangan, 1982; Strelau, 1983]. Рассмотрим некоторые наиболее существенные аспекты этой концепции, которые важны для понимания развития исследований в области индивидуально-психологических различий.

Главным аспектом концепции свойств нервной системы в том виде, в каком она была представлена И.П. Павловым, является то, что они не могут рассматриваться как эндогенная часть павловской теории высшей нервной деятельности (ВНД). Индивидуальные особенности организации поведения могли быть объяснены в рамках теории ВНД И.П. Павлова путем анализа индивидуальной истории функциональных межрефлекторных взаимоотношений. Однако вместо этого было введено и использовано понятие элементарных характеристик нервной ткани (клеток), экзогенных по отношению к сущности организации поведения. Это очень четко было определено И.П. Павловым для силы нервной системы – базового свойства в его классификации. И.П. Павлов предположил, что сила нервной системы непосредственно связана с индивидуальным уровнем содержания гипотетического «возбудимого вещества». Так, понятие свойства нервной системы было интерпретировано в терминах нейрофизиологической (нейрохимической) характеристики, относительно независимой от высших механизмов функционирования нервной системы (по Павлову – механизмов условных рефлексов).

Данная особенность концепции свойств нервной системы сделала возможным использование объяснительной ее силы при рассмотрении проблемы индивидуально-психологических различий (несмотря на изменения в представлениях об организации поведения). Главное назначение концепции свойств нервной системы состояло в том, что она должна была объяснить интериндивидуальные вариации в динамике поведения, но не его механизмы.

Другая немаловажная особенность концепции свойств нервной системы состояла в их чисто дименсиональной природе. Свойства нервной системы могли быть соотнесены с любым измеримым (непрерывным или дискретным) индивидуальным параметром, а не

только с некоторыми типами поведения (например, с павловскими типами). Концепция свойств нервной системы сыграла решающую роль в развитии исследований индивидуально-психологических особенностей поведения, несмотря на существенные различия в теоретических и методологических основах для его анализа, разработанных разными авторами.

Упрощая до некоторой степени особенности различных теоретических схем, можно выделить, по крайней мере, три основных класса подходов к исследованию индивидуально-психологических различий. Первый класс исходит из моделей мозга (нервной системы). Подход Б.М.Теплова и В.Д. Небылицына принадлежит (главным образом) к этому первому классу. Второй класс исходит из моделей поведения. Исследования П.В. Симонова, а также выполненные в последние годы работы В.М. Русалова могут быть отнесены к этому классу. Наконец, третий класс относится к моделям человека. К данному классу принадлежат исследования В. С. Мерлина. Безусловно, необходимо принимать во внимание то, что эти три класса подходов к исследованию индивидуально-психологических различий тесно взаимодействуют. Однако является обоснованной дифференциация этих трех классов подходов для лучшего понимания сущности исследований, проводимых различными группами ученых и школами в отечественной психологии индивидуальных различий.

Наиболее развитая отечественная школа дифференциальной психофизиологии была основана Б.М. Тепловым и В.Д. Небылицыным. Сам термин «дифференциальная психофизиология» был впервые использован В.Д. Небылицыным в 1963 г. для обозначения мульти-дисциплинарной области психологии, которая образовалась на пересечении физиологии высшей нервной деятельности (и нейрофизиологии) и дифференциальной психологии (психологии индивидуальных различий). Эта дисциплина была сфокусирована на изучении механизмов детерминации индивидуально-психологических различий (в том числе различий в темпераменте и способностях) особенностями нейродинамической организации индивидуальности. До настоящего времени представители этой школы, а также их последователи и ученики составляют наиболее влиятельную в России группу психологов, которые имеют дело с проблемой природы индивидуальных психологических различий.

Ключевой концепцией, которая использовалась почти всеми членами этой группы, являлось и является понятие свойства нервной системы. Данное понятие определяется в терминах базисных (нейрофизиологических) аспектов функционирования мозга. Это стало особенно очевидным, когда В.Д. Небылицын начал использовать электроэнцефалограмму (ЭЭГ) для диагностики свойств нервной системы. Основные усилия исследователей были направлены на анализ различных аспектов природы свойств нервной системы, а также их психологических проявлений.

Другое важное понятие, которое было использовано членами данной группы (как и другими дифференциальными психологами), касается релевантного психологического проявления свойств нервной системы. Согласно Б.М. Теплову, свойства нервной системы проявляют себя, прежде всего и преимущественно, в динамическом (или формально-динамическом) аспекте поведения (скорость, темп, напряженность, вариабельность и т.д.) и в меньшей степени обнаруживаются в содержательных аспектах деятельности (побуждения, мотивы, цели, знания и т.д.). Различие между этими аспектами поведения и деятельности впервые было определено С.Л. Рубинштейном [1946]. Согласно С.Л. Рубинштейну, темперамент – это динамическая характеристика психической деятельности личности. Б.М. Теплов был полностью согласен с С.Л. Рубинштейном в вопросе о динамической природе темперамента и предпосылок способностей (общих и

специальных) – двух основных компонентов структуры индивидуально-психологических различий. Он сформулировал предположение о том, что темперамент и задатки способностей определяются свойствами нервной системы. Б.М. Теплов предложил трехфакторную структуру темперамента, которая состоит из следующих компонентов: 1) эмоциональная возбудимость; 2) выражение эмоций; 3) общая быстрота движений [Умрихин, 1987]. При этом Б.М. Теплов отмечал, что достаточные основания для синтеза имеющегося знания относительно психодинамических и нейродинамических характеристик темперамента еще не определены. Он предупреждал о возможности ошибочного отождествления психологических характеристик и свойств нервной системы в определении темперамента.

Важный шаг в развитии исследований индивидуально-психологических различий сделал ученик Б.М. Теплова – В.Д. Небылицын. Он внес значительный вклад в разработку концепции свойств нервной системы. В.Д. Небылицын предложил понятие общих свойств нервной системы, которые являются детерминантами индивидуальных особенностей поведения в наиболее общих его проявлениях и чертах. Согласно гипотезе В.Д. Небылицына, в качестве общих свойств нервной системы следует рассматривать физиологические параметры комплексов мозговых структур, которые имеют значение для целостной психической деятельности индивида и детерминируют проявления общеличных характеристик индивидуальности. В качестве одной из основных он рассматривал темперамент, который (наряду с общими способностями) выступал для него одним из важнейших референтов при выделении показателей общих свойств нервной системы. Исходя из представлений Б.М. Теплова, В.Д. Небылицын предложил новое, более структурированное определение темперамента. Он подчеркнул, что темперамент является важнейшим компонентом организации индивидуальности, который характеризует динамику индивидуального поведения. В.Д. Небылицын различал два главных ортогональных параметра в структуре темперамента: общую активность и эмоциональность.

Общая активность, выступающая в качестве одного из внутренних условий деятельности, обуславливает «...внутреннюю потребность, тенденцию индивида к эффективному освоению внешней действительности, к самовыражению относительно внешнего мира» [Небылицын, 1976, с.251]. В.Д. Небылицын выделил три уровня (или аспекта) в этом индивидуальном измерении – моторный, интеллектуальный и социальный, – различия между которыми определяются спецификой поведенческой реализации данной тенденции. Общая активность, согласно В.Д. Небылицыну, объединяет такие индивидуальные качества, которые соответствуют понятию формально-динамических особенностей личности, образующих континуум от «...инертности и пассивного созерцательства... до высших степеней энергии» [Небылицын, 1976, с. 178].

Под эмоциональностью В.Д. Небылицын понимал целый комплекс качеств, «...описывающих динамику возникновения, протекания и прекращения различных эмоциональных состояний» [Небылицын, 1976, с. 251]. В.Д. Небылицын отмечал, что, по сравнению с другими компонентами темперамента, эмоциональность представляет собой более сложную и неоднородную структуру. Он выделял три аспекта эмоциональности: впечатлительность (эмоциональную чувствительность), импульсивность и эмоциональную лабильность. Впечатлительность (эмоциональная чувствительность) выражает эмоциональную восприимчивость индивида, его чувствительность к эмоциогенным стимулам (или ситуациям). Импульсивность отражает, насколько легко трансформируются эмоции в побуждение (мотив) к действиям без их предварительного обдумывания. Эмоциональная лабильность характеризует скорость перехода от одного эмоционального состояния к другому.

Обсуждая проблему физиологических основ структуры темперамента, В.Д. Небылицын предположил, что индивидуальные характеристики активности как черты темперамента связаны с особенностями лобно-ретикулярного комплекса мозговых структур, тогда как параметры эмоциональности детерминируются лобно-лимбической системой мозга [Небылицын, 1976]. Принимая во внимание функциональную специфичность систем мозга, В. Д. Небылицын предложил структурно-системный подход к анализу физиологических факторов человеческого поведения. Он объединил этот подход с предположением, согласно которому свойства нервной системы имеют многоуровневую организацию. В.Д. Небылицын выделил два главных уровня: уровень нервных элементов (нейронов) и уровень структурных комплексов мозга.

Согласно В.Д. Небылицыну, роль и проявление одного и того же свойства нервной системы на разных уровнях могут быть совершенно различными. При этом, как он отмечал, наиболее общие формально-динамические характеристики индивидуального поведения (включая свойства темперамента) связаны преимущественно с более высоким уровнем комплексов мозга. В.Д. Небылицын полагал, что решающую роль в детерминации особенностей темперамента играют комплексы, ведущей составной частью которых является лобная кора. В то же время, имея в виду идеи П.К. Анохина, В.Д. Небылицын отмечал, что эти комплексы не могут существовать и функционировать изолированно друг от друга и от других систем мозга [Небылицын, 1976]. Экспериментальные данные, которые были получены В. Д. Небылицыным и его коллегами (Н.И. Александровой, Т.Ф. Базылевич, Э.А. Голубевой, А.И. Крупновым, В.Д. Мозговым, В.М. Русаловым и М.В. Бодуновым) с использованием ЭЭГ-показателей, продемонстрировали не только различия между разными областями мозга, но также их сходство [Проблемы диф. психофизиол., 1974; Небылицын, 1976].

Важно отметить, что коллегами Б.М. Теплова и В.Д. Небылицына, наряду с темпераментом, были изучены также и другие целостные характеристики индивидуальности. Разрабатывая проблему опосредующего звена между физиологическими параметрами и характеристиками индивидуальности, Н.С. Лейтес предложил структуру общих способностей, которая включает два компонента: активность и саморегуляцию [Проблемы диф. психофизиол., 1972]. Активность рассматривалась как общая часть в двух динамических структурах – темпераменте и способностях – и представляла собой наиболее общий параметр индивидуальности.

2. ОБЩИЕ СВОЙСТВА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ЦЕЛОСТНЫЕ ФОРМАЛЬНО-ДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ

Для экспериментальной проверки развиваемых представлений о свойствах нервной системы и их психологических проявлениях В.Д. Небылицын провел исследование физиологических основ интеллектуальной и психомоторной активности (в сотрудничестве с А.И. Крупновым и В.Д. Мозговым). Параметры интеллектуальной и психомоторной активности оценивались при помощи простых экспериментальных показателей, которые характеризовали:

1. индивидуальный темп действий;
2. склонность индивида к разнообразию действий;
3. потребность индивида в напряженной деятельности.

В этом исследовании было обнаружено, что все параметры активности (как интеллектуальной, так и психомоторной) коррелировали преимущественно с ЭЭГ-индикаторами активации в передних областях головного мозга. Таким образом, гипотеза о роли передних областей мозга в детерминации индивидуальных различий в активности была подкреплена эмпирическими данными.

Один из ближайших коллег В.Д. Небылицына, дифференциальный психофизиолог В.М. Русалов, начал свои исследования с анализа структуры телесной конституции и ее взаимоотношений с общей чувствительностью, которая оценивалась по показателям слуховых, зрительных и тактильных абсолютных порогов. Общая чувствительность рассматривалась В.М. Русаловым как формально-динамический (психодинамический) параметр индивидуальности, не относящийся к темпераменту. Он обнаружил значимые корреляции между различными показателями абсолютных порогов и выявил довольно слабые связи между чувствительностью и индикаторами соматотипа [Русалов, 1979].

В начале 70-х гг. В.М. Русалов обратился к проблеме общих свойств нервной системы – одной из самых сложных проблем в дифференциальной психофизиологии. Как и другие представители школы Б.М. Теплова – В.Д. Небылицына, он пытался решить эту проблему путем выделения таких электрофизиологических параметров, которые коррелируют в разных областях мозга при различных видах стимуляции. Применяя индексы вариабельности вызванных потенциалов (ВП), В.М. Русалов предложил индикатор стохастичности нейронных сетей в качестве общего свойства нервной системы [Русалов, 1979]. Он предположил, что данное свойство может быть рассмотрено в качестве основы пластичности индивидуального поведения. Экспериментальные результаты показали наличие положительной корреляции между вариабельностью ВП и пластичностью поведения при прогнозировании событий в случайной среде [Русалов, 1979].

Основываясь на идеях В.Д. Небылицына и П.К. Анохина (см. гл. 14), В.М. Русалов предложил концепцию трехуровневой структуры свойств нервной системы. В дополнение к уровням, предложенным В.Д. Небылицыным (уровень нейронов и уровень комплексов структур мозга), В.М. Русалов ввел третий уровень – свойств целого мозга, отражающих функциональные параметры интеграции нервных процессов в целом мозге [Русалов, 1979]. Он отмечал, что третий уровень является наиболее важным для анализа физиологических основ индивидуальных различий в формально-динамических параметрах поведения (включая особенности темперамента и общих способностей).

Проанализировав структуру корреляций между спектральными параметрами ЭЭГ с использованием метода главных компонент, В.М. Русалов и М.В. Бодунов [1980] выделили четыре общемозговых ЭЭГ-фактора: Ф-1 – энергия медленных ритмов (дельта и тета); Ф-2 – частота медленных ритмов (дельта и тета); Ф-3 – энергия и частота быстрых ритмов (бета-2) и Ф-4 – пространственно-временная синхронизация и когерентность биоэлектрической активности мозга. Эти общемозговые ЭЭГ-факторы характеризовали, с одной стороны, особенности межцентральных отношений в коре головного мозга, а с другой – различные аспекты активации нервной системы в целом. Согласно предположению В.М. Русалова, данные общемозговые факторы рассматривались как параметры свойств нервной системы третьего уровня, играющего ведущую роль в детерминации целостных характеристик индивидуальности (включая особенности темперамента и общих способностей).

Активность как характеристика темперамента выступала в качестве основного объекта исследований М.В. Бодунова [1977а, 1977б]. Эти исследования были основаны на предположении В.Д. Небылицына, согласно которому поиск физиологических

детерминант интегральных характеристик индивидуальности (в том числе активности) представляет собой наиболее эффективный путь к решению проблемы интегративных параметров мозга, функционирующего как целое.

В предшествующих работах, посвященных активности, А.И. Крупновым и В.Д. Мозговым (см. [Небылицын, 1976]) были проанализированы разные уровни активности (интеллектуальной и психомоторной) изолированно друг от друга. Более того, активность рассматривалась упрощенно как синдром ряда индексов и оценивалась суммарно по совокупности характеристик скорости, разнообразию и напряженности совершаемых действий. М.В. Бодунов [1977а] высказал предположение об относительной независимости основных динамических аспектов данного параметра, обусловленной его многомерной природой. Индивидуально устойчивые особенности трех главных аспектов активности – индивидуальный темп, склонность к напряженной деятельности и тенденция к разнообразию действий – количественно оценивались при помощи специальных экспериментальных процедур в психомоторной и интеллектуальной сферах. Результаты анализа взаимосвязей между индексами активности при помощи метода главных компонент (Varimax-вращение) показали относительную независимость основных аспектов активности. Были выявлены следующие факторы динамической стороны интеллектуальной активности: скоростной, лежащий в основе индивидуального темпа умственной деятельности; эргический (от греческого *ergon* – работа), характеризующий склонность к напряженной деятельности и вариационный, проявляющийся в тенденции к разнообразию и новизне. В психомоторной активности было выделено два фактора – скоростной и эргический. В целом результаты показали, что выявленные факторы активности являются устойчивыми, линейно независимыми измерениями активности как характеристики темперамента [Бодунов, 1977а].

Показатели выделенных факторов активности были сопоставлены с общемозговыми ЭЭГ-параметрами, отражающими различные аспекты активации нервной системы, а также особенности пространственно-временной синхронизации ЭЭГ-процессов в разных областях мозга. Было обнаружено, что индикаторы скоростного аспекта интеллектуальной активности (как и некоторые сложные психомоторные показатели, например, скорость письма) положительно коррелируют с фактором пространственно-временной синхронизации ЭЭГ-процессов в разных областях мозга (Ф-4). Эргический аспект интеллектуальной и психомоторной активности отрицательно коррелировал с энергией медленных ритмов ЭЭГ (Ф-1). Скоростной аспект психомоторной активности был негативно связан с частотой медленных ритмов ЭЭГ (Ф-3). Наконец, вариационный аспект активности (пластичность поведения) обнаружил положительную корреляцию с частотой медленных ритмов ЭЭГ [Бодунов, 1977б].

Результаты позволили сделать вывод о том, что общие факторы ЭЭГ отражают существенные параметры интегративной деятельности мозга, которые оказывают влияние на особенности проявления активности как важнейшей характеристики индивидуальности. На основе допущения, согласно которому межличностная изменчивость целостных свойств индивидуальности (включая активность как компонент темперамента и общих способностей) преимущественно определяется фундаментальными характеристиками функционирования головного мозга, выделенные ЭЭГ-факторы были рассмотрены как индикаторы гипотетических общих свойств нервной системы в целом.

Проблема взаимоотношений между формально-динамическими аспектами активности как свойства темперамента и индивидуального уровня активации как одного из общих свойств нервной системы была проанализирована в исследованиях Н.С. Лейтеса, Э.А. Голубевой и Б. Р. Кадырова. Свойство активации нервной системы оценивалось при

помощи двух показателей: частоты альфа-ритма и энергии вторых гармоник в реакции навязывания ритма на частоте 6 Гц при световой стимуляции. Для измерения динамических характеристик умственной активности были использованы специальные экспериментальные процедуры. Была выявлена тесная взаимосвязь между параметрами умственной активности, с одной стороны, и показателями активации нервной системы, с другой. Для всех параметров активности более высокие значения были обнаружены в группе испытуемых с высокими оценками индикаторов активации нервной системы. В то же время было обнаружено, что низко активированная группа испытуемых характеризовалась более высоким уровнем интеллектуальной активности, чем группа испытуемых с промежуточными значениями уровня активации. Было высказано предположение о том, что низкая активированность нервной системы может приводить к компенсаторному повышению уровня активности как характеристики индивидуальности [Кадыров, 1976; Психофизиол. исслед. интеллект, саморегул, и активности, 1980].

Исследование активности получило дальнейшее развитие в работах А.И. Крупнова и его коллег [Психология и психофизиология, 1985, 1986]. А.И. Крупнов был первым среди отечественных дифференциальных психофизиологов, кто включил в анализ коммуникативный аспект активности (наряду с интеллектуальным и психомоторным аспектами). Используя специально разработанную программу наблюдения за социальным поведением испытуемого, А.И. Крупнов смог оценить проявления коммуникативной активности по следующим показателям: потребность в социальных контактах, коммуникативная инициатива, устойчивость социальных контактов и количества партнеров в социальном поведении. Было обнаружено, что все индексы (кроме устойчивости социальных контактов) коррелировали друг с другом. А.И. Крупнов высказал предположение, согласно которому устойчивость общения (стабильность социальных контактов) более тесно связана с содержательным аспектом активности, чем с ее динамическим аспектом.

Факторный анализ корреляций между интеллектуальными, психомоторными и коммуникативными индикаторами активности не выявил факторов, объединяющих показатели разных сфер – т.е. три сферы проявления активности формировали самостоятельные группы признаков. А.И. Крупнов пришел к выводу о том, что три аспекта проявления активности (психомоторный, интеллектуальный, и коммуникативный) являются относительно независимыми друг от друга. Их совместное действие обеспечивает оптимальный уровень взаимодействия индивида с окружающей его средой.

Кроме того, А.И. Крупнов внес также вклад в разработку проблемы отношений между параметрами активности и эмоциональности. В отечественной психологической литературе имелись две гипотезы относительно их взаимосвязей. Первая была предложена В.Д. Небылицыным. Он полагал, что активность и эмоциональность – это независимые параметры в структуре темперамента. Вторая была сформулирована А.Е. Ольшанниковой, которая считала, что эти параметры темперамента взаимодействуют друг с другом. А.И. Крупнов использовал методы оценки особенностей эмоциональности, которые были разработаны А.Е. Ольшанниковой и ее коллегами [Ольшанникова, Рабинович, 1974]. Эти методы позволяли оценивать проявление трех основных эмоций: гнева, радости и страха. Наибольшее количество значимых корреляций было обнаружено, с одной стороны, между параметрами активности в разных сферах, а с другой – между параметрами интенсивности эмоции радости. При этом выраженность данной эмоции отрицательно коррелировала с параметрами психомоторной активности и положительно – с некоторыми индикаторами коммуникативной активности. Динамические характеристики интеллектуальной активности коррелировали с интенсивностью эмоции радости положительно в случае индикаторов интенсивности интеллектуальных операций

и отрицательно – в случае вариативности интеллектуальных действий. Преобладание эмоции страха коррелировало отрицательно с индикаторами коммуникативной активности и положительно – с вариабельностью психомоторных и интеллектуальных операций. Схожие результаты были получены в случае эмоции гнева. В целом результаты продемонстрировали существование тесных и довольно сложных взаимоотношений между формальными характеристиками паттерна основных эмоций и проявлениями активности как свойства темперамента [Психология и психофизиология, 1985].

3. ИНТЕГРАЛЬНАЯ ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ И ЕЕ СТРУКТУРА

Подход, который разрабатывался В. С. Мерлиным, составил основу развития оригинальной школы по изучению природы темперамента. Исходные положения, на которых базировался данный подход, были весьма близки к теоретическим позициям группы Теплова – Небылицына: обе школы в качестве центральной рассматривали проблему влияния свойств нервной системы (и ее типов) на индивидуально-психологические различия между людьми. Однако психологические проблемы описания и диагностики темперамента со временем начали преобладать в работах В. С. Мерлина и его коллег. Нужно отметить, что группа В. С. Мерлина не находилась в оппозиции к школе Теплова – Небылицына. Напротив, эти две школы взаимно дополняли друг друга. При этом следует признать, что линия исследований, проводимых в школе Теплова – Небылицына, может рассматриваться как более фундаментальная, поскольку она ориентирована на исследование свойств нервной системы, выступающих в качестве важнейших детерминант формально-динамических особенностей поведения человека (включая его темперамент).

Подобно Б.М. Теплову и В.Д. Небылицыну, В. С. Мерлин рассматривал темперамент как структуру, относящуюся к формально-динамическому аспекту индивидуального поведения, относительно независимому от его содержательного аспекта. Однако в отличие от представителей школы Теплова – Небылицына, В. С. Мерлин сосредоточил внимание не на отдельных измерениях темперамента, а на целых комплексах его свойств. Сравнивая свою концепцию с идиографическим подходом к исследованию личности В. С. Мерлин [1977, 1986] определял эту концепцию как «интегральную теорию индивидуальности», подчеркивая таким образом, что понятие индивидуальности интегрирует в себе всю совокупность свойств человека.

Основываясь на принципах системного анализа, В. С. Мерлин различал следующие уровни в структуре индивидуальности:

1. биохимический;
2. соматический;
3. нейродинамический (свойства нервной системы);
4. психодинамический (темперамент);
5. свойства личности;
6. социальные роли.

Структура этих уровней и взаимоотношения между ними составили главный предмет исследований В. С. Мерлина и его коллег. Это представляет собой главное основание, которое позволило нам отнести подход В.С. Мерлина к классу концепций индивидуальности, базирующихся на модели человека. В случае теории индивидуальности В. С. Мерлина, такая модель включает систему разных характеристик, связанных друг с другом различными типами отношений. В.С. Мерлин полагал, что свойства и характеристики разных уровней связаны друг с другом посредством многозначных отношений, т.е. свойство одного уровня может быть связано со многими свойствами другого уровня, и наоборот.

В структуре темперамента В.С. Мерлин различал следующие ортогональные измерения:

1. экстраверсию;
2. психодинамическую тревожность;
3. реактивность;
4. импульсивность;
5. активность;
6. эмоциональную устойчивость;
7. эмоциональную возбудимость;
8. ригидность.

В.С. Мерлин и его коллеги разработали серию экспериментальных процедур для оценивания этих характеристик темперамента [Мерлин, 1986].

Взаимоотношения между перечисленными ранее измерениями темперамента с использованием различных моделей связей были изучены В.В. Белоусом – учеником и коллегой В.Ф. Мерлина. В.В. Белоус выявил криволинейную (U -образную) связь между многими измерениями темперамента (например, между эмоциональной возбудимостью и экстраверсией, а также между эмоциональной возбудимостью и ригидностью) [Мерлин, 1977, 1978; Белоус, 1981]. В.В. Белоус данный тип взаимосвязи между характеристиками темперамента обозначил термином «инвариант». Он полагал, что этот тип взаимоотношений имеет компенсаторную природу [Белоус, 1981].

4. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ Е ЖИВОТНЫХ

Важная тенденция, которая сформировалась в разработке проблемы природы индивидуально-психологических различий после Б.М. Теплова и В.Д. Небылицына и была основана на модели поведения, может быть представлена работами П.В. Симонова, выполненными в данной области. Главный компонент модели поведения, использованной П.В. Симоновым, был связан с разработанной им информационной теорией эмоций [Симонов, 1975, 1981, 1987]. Согласно данной теории (подробно см. гл. 7), эмоция является результатом взаимодействия двух факторов: силы и качества действующей потребности (мотива) и субъективной оценки возможности (вероятности) удовлетворения

этой потребности. Поведение представляет собой форму активности, которая изменяет вероятность и продолжительность контактов субъекта с внешним объектом, который может удовлетворить потребность индивида.

П.В. Симонов указывает на специфику разных структур мозга (лобной коры, гиппокампа, амигдалы и гипоталамуса) в организации поведения. Он отмечает, что особенности взаимодействия между этими структурами в процессе организации поведения могут непосредственно относиться к темпераменту [Симонов, 1981]. В своих экспериментах П.В. Симонов [1987] оценивал поведенческие индикаторы экстраверсии и нейротизма у крыс и исследовал влияние экспериментальных поражений разных структур мозга на эти индикаторы. На основе всей совокупности полученных результатов П.В. Симонов высказал предположение, согласно которому индивидуальные особенности взаимодействия между «информационной» (лобная кора – гиппокамп) и «мотивационной» (амигдала – гипоталамус) системой образуют основу для такого параметра индивидуальности, как экстраверсия– интроверсия. Взаимоотношение между другими двумя системами (лобная кора – гипоталамус, с одной стороны, и амигдала–гиппокамп – с другой) определяет другой параметр индивидуального поведения – нейротизм-эмоциональную устойчивость. П.В. Симонов отмечал, что в рамках разработанных им представлений павловская сила нервной системы соответствует не экстраверсии, а эмоциональной устойчивости [Симонов, 1987] (более подробно см. в гл. 7).

5. ИНТЕГРАЦИЯ ЗНАНИЙ ОБ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ

В конце 80-х гг. с целью формирования новой стратегии исследования природы индивидуально-психологических различий между людьми В. М. Русалов разработал методику опросного типа для оценки ведущих параметров темперамента – «Опросник структуры темперамента» (ОСТ). В качестве теоретической основы данной разработки В.М. Русалов использовал концепцию системной организации деятельности мозга, предложенную П. К Анохиным. В соответствии с этой концепцией, поведение человека, являясь результатом взаимодействия между организмом и средой, представляет собой последовательность (континуум) поведенческих актов. Каждый такой акт организуется и осуществляется как система, состоящая из четырех блоков: 1) афферентный синтез; 2) принятие решения (формирование программы и акцептора результата действия); 3) реализация действия и 4) обратная связь, обеспечивающая сличение предвиденных и реальных параметров результата. Эти блоки образуют универсальную функциональную метасистему, которая лежит в основе любого действия и поведенческого акта (подробно см. гл. 14).

В.М. Русалов предположил, что существование четырехступенчатой внутренней структуры функциональной системы действия (поведенческого акта) может обуславливать наличие четырех фундаментальных параметров формальной организации индивидуального поведения человека. Первый параметр может характеризовать широту афферентного синтеза и связан с уровнем напряженности взаимодействия организма со средой; второй параметр отражает легкость переключения с одной программы действия на другую; третий параметр индицирует скорость выполнения программы поведения и, наконец, четвертый параметр отражает порог обнаружения рассогласования между ожидаемым результатом и фактическим исходом действия. В соответствии с нашей классификацией подходов к анализу природы индивидуально-психологических различий, данный подход может быть отнесен к классу, который основан на модели поведения.

В целях операционализации четырехкомпонентной схемы В.М. Русалов высказал предположение о взаимосвязи между этими гипотетическими параметрами и устойчивыми характеристиками индивидуальности. Он использовал для этого некоторые характеристики темперамента, которые были проанализированы в работах В.Д. Небылицына, А.И. Крупнова, В.Д. Мозгового (см. [Небылицын, 1976]), Б.Р. Кадырова [1976], М.В. Бодунова [1977а, 1977б] и В.М. Русалова [1979], а именно, три аспекта активности как свойства темперамента (эргичность, пластичность, темп) и эмоциональность. В.М. Русалов предположил, что скоростной аспект активности может быть связан с быстротой реализации программ поведения. Пластичность (вариабельность) как фактор активности может быть сопоставлена с гибкостью программирования действий, которая отражается в легкости переключения с одной программы поведения на другую. Эргичность может быть связана с широтой афферентного синтеза. И наконец, эмоциональная чувствительность может быть соотнесена с уровнем чувствительности к рассогласованию обратной связи.

На основе этих допущений, а также ряда эмпирических данных [Бодунов, 1977а, 1977б; Русалов, 1979] В.М. Русалов сформулировал гипотезу, согласно которой четыре параметра темперамента (эргичность, пластичность, темп и эмоциональность) могут быть рассмотрены как ортогональные факторы индивидуальности. В дополнение к этому, В.М. Русалов высказал предположение о наличии специфичности проявления темперамента в зависимости от того, является деятельность предметно либо социально ориентированной.

Предложенная в итоге В.М. Русаловым восьмимерная структура темперамента включала следующие параметры: социальная эргичность, социальная пластичность, социальный темп, социальная эмоциональность, предметная эргичность, предметная пластичность, предметный темп и предметная эмоциональность. Эта структура была отображена в восьми шкалах «Опросника структуры темперамента». Результаты проведенных психометрических исследований [Русалов, 1989, 1990а, 1990б] показали, что все шкалы являются надежными (консистентными). Шкалы «Опросника...» продемонстрировали хорошо интерпретируемые корреляции со шкалами «Личностного опросника Айзенка» и «Павловского темпераментального опросника». Что касается факторной структуры ОСТ, высокий уровень корреляций между отдельными шкалами демонстрирует возможность использования меньшего количества факторов для равноценного объяснения интериндивидуальной вариации анализируемых характеристик индивидуальности.

Данные, представленные В.М. Русаловым [1989, 1990б], а также Бодуновым и др. [1996] позволяют заключить, что для полного описания общей вариации достаточно 3–4 факторов. Трехкомпонентная структура включает факторы предметной активности, социальной активности и эмоциональности. В четырехкомпонентной структуре выделяется дополнительный фактор индивидуального темпа, который объединяет особенности проявления этой характеристики в обеих сферах – предметной и социальной. Как отмечал В.М. Русалов [1990б], трехфакторная структура полностью соответствует концепции структуры темперамента, предложенной В.Д. Небылицыным. Более строгая интерпретация может состоять в том, что три шкалы ОСТ (эргичность, пластичность и темп) трактуются как аспекты (а не факторы) активности, имеющие специфические особенности проявления в предметной и коммуникативной сферах деятельности.

6. КРОСС-КУЛЬТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ

В последние годы в дифференциальной психофизиологии начала применяться методология кросс-культурного исследования.

Кросс-культурные дифференциально-психофизиологические исследования позволяют решить две основные задачи: 1) описание специфичности психологических феноменов и/или форм поведения, обусловленной особенностями конкретной культурной среды; 2) выявление сходства и идентичности (универсальности) психологических феноменов и/или форм поведения в разных культурах. Вторая задача прямо связана с разработкой центральной для дифференциальной психофизиологии проблемы выделения природно детерминированных целостных характеристик индивидуальности.

Успешность создания кросс-культурно эквивалентного психодиагностического инструментария зависит от того, учитываются ли соотношения между специфическими и универсальными аспектами исследуемого психологического феномена. Эффективная стратегия создания психометрических процедур диагностики свойств темперамента, которая учитывает эти соотношения, была предложена Я. Стреляу и А. Англияйтнером [Strelau et al., 1990] и использовалась при разработке эквивалентной русскоязычной формы пересмотренной версии «Темпераментального опросника Стреляу» (ТОС-П) [Бодунов, Романова, 1993].

Исходным моментом этой стратегии является операционализация теоретических конструкторов (свойств индивидуальности), на которые ориентированы создаваемые шкалы. Операционализация конструкторов состоит в формулировании дефинитивных компонентов для каждого конструктора. Дефинитивные компоненты конструкторов образуют основу для продуцирования отдельных заданий (вопросов) диагностической методики. Общий фонд вопросов для всех языковых версий метода должен отображать как можно более широкий спектр поведенческих актов и ситуаций, в которых могут проявляться исследуемые темпераментальные характеристики в разных культурах. Учет культурной специфики проявления этих характеристик состоит в отборе из общего фонда при помощи специально разработанных психометрических процедур [Strelau et al., 1990] тех вопросов, которые в данной культуре (языковой версии) являются наиболее репрезентативными для оцениваемых универсальных конструкторов. Это означает, что в разных языковых (культурных) версиях метода количество вопросов и их содержание может быть различным. Кросс-культурное сопоставление оказывается возможным благодаря концептуальной эквивалентности (универсальности) лежащих в основе теоретических конструкторов и их дефинитивных компонентов. В проведенном исследовании [Бодунов, Романова, 1993] конструировалась русская версия опросника ТОС-П. Данный опросник оценивал три относительно независимых конструктора, базирующихся на концепции свойств нервной системы И.П. Павлова: силу возбуждения, силу торможения и подвижность нервной системы.

Результаты на русскоязычной популяции сопоставлялись с данными, полученными при помощи аналогичной процедуры в Германии, Польше и Южной Корее. Итоговые редуцированные версии опросника в исследуемых странах отличались как по количеству вопросов, так и по их содержанию. В среднем эти версии (при попарном сопоставлении) совпадали не более чем на 60% по количеству идентичных вопросов. Южнокорейская версия оказалась наиболее сходной по количеству идентичных вопросов с русскоязычной версией, которая, в свою очередь, обнаружила наибольшее сходство с польской версией. Германская версия оказалась наиболее сходной с польской версией опросника. По-видимому, специфические особенности исследуемых национальных версий ТОС-П отображают градиент культурного сходства в проявлении темпераментальных характеристик у данных народов.

Проведенное сопоставление (с использованием современных методов конфирматорного факторного анализа) выделенных в разных культурах факторных структур, отображающих соотношения между конструктами, которые лежат в основе метода ТОС-П, выявило значительное сходство между ними. Данное сходство не зависело от пола и уровня образования испытуемых. Это свидетельствует о кросс-культурной эквивалентности (универсальности) оцениваемых при помощи ТОС-П конструктов. Относительная независимость структуры темперамента от особенностей культуры указывает на преимущественно природную детерминацию темпераментальных характеристик индивидуальности [Бодунов, Романова, 1993].

Глава 18 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

На границах естественных наук и психологии сформировался ряд специальных научных дисциплин и направлений, в том числе психология труда, инженерная психология и эргономика, объектом исследования которых является человек труда.

Основной задачей этих дисциплин является изучение широкого круга психофизиологических, психологических и социально-психологических свойств человека, которые проявляются в конкретной деятельности, оказывают влияние на эффективность и качество этой деятельности, определяют надежность и работоспособность человека, его психическое состояние, удовлетворенность трудом и психофизиологические ресурсы. В связи с постоянным изменением характера труда, насыщением его интеллектуальным содержанием и увеличением напряженности существенными направлениями гуманизации и повышения надежности труда становятся психофизиологический анализ деятельности человека, оптимизация его психофизиологических состояний, решение задач профессионального отбора и профпригодности, определение и формирование индивидуально-психофизиологических качеств человека, важных для выполнения той или иной конкретной деятельности и оптимизация неблагоприятных психических состояний.

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВАНИЯ ПРИМЕНЕНИЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ В ПСИХОЛОГИИ ТРУДА

Пониманию необходимости и перспективности изучения психофизиологических процессов в профессиональной деятельности способствуют представления, рассматривающие психическое и физиологическое (нейрофизиологическое) в контексте отражательной функции нервной системы [Бехтерева, 1971]. С позиций деятельностного подхода психическое отражение также не существует вне «чувственной ткани», вне нейрофизиологических процессов и не реализуется без них [Леонтьев, 1981].

На современном этапе психологов и физиологов, занимающихся проблемами психологии и психофизиологии труда, объединяет понимание того, что физиологическое обеспечение психических процессов в деятельности имеет системный характер. К концепциям, в которых раскрывается системная организация физиологических процессов, относятся теория функциональной системы П. К. Анохина [1968], концепции установки или механизма доминанты, по А.А. Ухтомскому, отражающей «функциональный настрой»

организма [1950], физиологии активности Н.А. Бернштейна [1966], динамической локализации функций А. Р. Лурии [1984], представления о пространственной синхронизации колебаний биопотенциалов мозга М.Н. Ливанова [1972], о структуре психологической системы деятельности Б.Ф. Ломова [1984] и В.Д. Шадрикова [1983] и др.

В соответствии с этими концепциями структурные изменения в психической деятельности на современном этапе сопоставляются уже не только и не столько с частными нейрофизиологическими процессами, а с их организацией, т.е. только через процессы «системного уровня» [Швырков, 1978] (см. гл.14). С позиций системного подхода психическое и физиологическое в обеспечении и детерминации деятельности неразрывно связаны и не могут существовать порознь, и это положение намечает, по представлениям Б.Ф. Ломова (1984, с. 357), конструктивный путь решения прикладных задач оптимизации профессиональной деятельности.

Именно такой подход характерен для работ практических психофизиологов, в которых анализ физиологических процессов используется для решения разнообразных задач, связанных с профессиональной деятельностью.

2. МЕТОДИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО АСПЕКТА ПРИКЛАДНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В прикладных исследованиях комплексный характер психофизиологических исследований обеспечивается применением полиэффекторного метода, включающего регистрацию частоты сердечных сокращений (ЧСС), электропневмограммы (ЭПГ), электромиограммы (ЭМГ), электроокулограммы (ЭОГ), кожно-гальванической реакции (КГР) и других параметров (см. гл. 2). Эффективность этого метода во многом зависит от того, насколько четко определены критерии оценки показателей регистрируемых показателей, и от того, насколько адекватно используются данные параметры для решения поставленных задач.

В связи с таким количеством параметров была проведена их унификация, обобщение и систематизация приемов анализа и оценки изменений психофизиологических функций. В перечень показателей, отражающих динамику регистрируемых параметров, вошли показатели длительности, латентного периода, средних значений амплитуды и частоты реакций за определенный интервал времени, пространственно-временное распределение показателей и другие характеристики [Проблемы системн. исслед., 1986]. Постепенно исследователи перешли от желания получить информацию о как можно большем количестве показателей к отбору необходимых и достаточных характеристик, доминирующих в данном виде деятельности и в наибольшей степени связанных с ее реализацией.

3. ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОТБОРА И ПРОФПРИГОДНОСТИ

Применение психофизиологических методов в психологии труда было вызвано необходимостью разработки объективных и количественных критериев психофизиологического отбора, которая как проблема возникла в связи с развитием техники и ее усложнением, а также появлением профессий, предъявляющих к

психическим качествам и психофизиологическим возможностям работающего человека все более жесткие требования.

В отечественной психологии разработка методических приемов отбора основана на знании психофизиологической природы применяемых испытаний и определенных теоретических концепциях [Майзель и др., 1964; Геллерштейн, 1968].

В процессе профотбора процедура выявления статической картины наличных знаний, навыков и умений человека была заменена системой проверки и измерения у данного индивида его способностей к приобретению новых, специфических для данной деятельности, функций и навыков к обучению. Кроме того, в систему профотбора стали включать испытания, оценивающие индивидуально-психологические и личностные качества человека, одни из которых поддаются целенаправленному воздействию или воспитанию, а другие являются более стойкими и практически не меняются под влиянием жизненного опыта человека. Последние находятся в более тесной связи с нейрофизиологическими особенностями субъекта и поэтому были охарактеризованы как «психофизиологические качества индивидуальности». К ним можно отнести такие качества субъекта, как эмоциональная уравновешенность, самообладание, выдержка, способность к сосредоточению, психическая выносливость, переключаемость, объем и распределение внимания и т.п. Особенностью этих качеств «психофизиологической группы» является то, что они сами и свойства нервной системы (НС) (см. гл. 17), их определяющие, поддаются экспериментальному изучению и количественной оценке [Небылицын, 1976; Гуревич, 1978].

В число методов, используемых в задачах профотбора и определения профпригодности, принято включать методы определения основных и частных (парциальных) свойств НС и особенностей вегетативной регуляции (по параметрам пульса, дыхания и КГР).

В основу психофизиологической системы профотбора вошли такие представления, достаточно теоретически и практически проработанные, как связь силы НС с порогами ощущения, с концентрацией внимания, со спонтанной отвлекаемостью и помехоустойчивостью; зависимость скорости переключения с одной деятельности на другую от подвижности нервных процессов в микроинтервалы времени; влияние на пропускную способность оператора и реакцию на предвиденные стимулы/появление периода «психической рефрактерности» и принятие логических решений/уравновешенности нервных процессов и отношения силы НС по отношению к возбуждению; связь силы НС по отношению к процессу возбуждения или к процессу торможения и таких особенностей НС, как подвижность и «уравновешенности нервных процессов» [Майзель и др., 1964].

Позже количество профессионально значимых психофизиологических свойств НС было расширено за счет включения в систему профотбора такого параметра, как «концентрируемость» нервных процессов, который определяет реакции индивида на некоторые особые ситуации, например аварийную сигнализацию («сверхсильные раздражители») при дежурстве у распределительных щитов электростанций [Гуревич, 1978]. Еще одним практически важным для профотбора и работы субъекта свойством НС является «прочность» однажды образованных связей, составляющая основу прочности запоминания.

Без включения оценки этих свойств в систему профотбора нельзя объяснить и предвидеть особенности поведения человека в различных ситуациях, так как в каждой из них к нему предъявляется набор специфических требований. Так, для экстремальных ситуаций,

вызывающих состояния стресса или напряженности, роль свойств НС существенно увеличивается: решающее значение начинают приобретать врожденные свойства НС. Однако если экстремальность условий не очень велика, то оказывается возможной компенсация недостающих качеств, впервые замеченная Е.А. Климовым [1969], но имеющая место и в других связанных с экстремальностью профессиях. Установлены факты одинаково высокой профессиональной успешности лиц с различной силой НС, а данные о формировании специфических психофизиологических приспособительных механизмов сняли вопрос о пригодности лиц со слабой НС даже для профессий водителя [Небылицын, 1976].

Определение наличия необходимых в этих ситуациях качеств может помочь индивиду не только найти пути и способы компенсации недостающих у него качеств там, где эта компенсация необходима и возможна, но и профессионально сориентироваться. В этом авторы видели основной смысл изучения свойств НС у человека в практических целях.

В целом можно сказать, что в настоящее время исследования по психологическому отбору или профессиональной профпригодности базируются на методологических принципах системно-структурного подхода к оценке функционального соответствия компонентов системы «человек–техника–профессиональная среда», разрабатываемого в отечественной психологии и означающего применительно к данным задачам необходимость целостного познания структурной взаимосвязи – «ансамбля» профессионально-значимых статистических и динамических свойств и качеств личности, параметров структуры и условий деятельности, показателей ее эффективности и надежности [Небылицын, 1976; Платонов, 1982; Ломов, 1984 и др.].

Именно результаты исследований по проблемам индивидуальности, психофизиологии благодаря работам Б.М. Теплова [1961], В.Д. Небылицына [1976], В.М. Русалова [1979], В.С. Мерлина [1986] и их учеников стали основой для дифференциальной психофизиологии профотбора и нашли широкое применение при решении основных задач психологии труда.

4. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ РАБОТОСПОСОБНОСТИ

Способность человека к выполнению конкретной деятельности в рамках заданных временных лимитов и параметров эффективности определяет содержание работоспособности как основной составляющей надежности человека. При рассмотрении работоспособности как сложного многопланового явления, для ее оценки применяется комплексный подход, при котором используются показатели, относящиеся к разным системам: показатели эффективности или продуктивности деятельности, показатели самочувствия человека и психофизиологические показатели состояния систем и функций организма, которые входят в качестве обеспечивающих и оперативных компонентов в функциональную систему деятельности. В качестве психофизиологических показателей используются преимущественно ЧСС, ЭПГ, ЭМГ, ЭОГ, КГР и др.

Только на основании совместного анализа данных по соотношению изменений в продуктивности деятельности и в психофизиологических показателях в процессе рабочего дня как для физической, так и умственной деятельности на кривой работоспособности (рис. 18.1) были выделены следующие стадии.

1. **Стадия вработывания**, которая включает три подстадии:

– *первичной мобилизации* – наблюдается в момент начала деятельности и длится до нескольких минут. Она характеризуется кратковременным снижением значений практически всех показателей деятельности и активации физиологических систем. Этот эффект связан с внешним торможением, возникающим в результате изменения характера стимуляции;

– *гипермобилизации* – охватывает «предстартовый» период и характеризуется повышением как неспецифической активации, так и специфических сдвигов, например активизацию анализаторов, переход организма в состояние готовности к восприятию информации. На психологическом уровне происходит построение плана деятельности и мысленное «проигрывание» ее ключевых этапов. Постепенное повышение работоспособности сопровождается выраженными колебаниями продуктивности, точности, качества работы и состоянием повышенной нервно-психической напряженности: учащением пульса и дыхания, повышением кровяного давления, депрессией альфа-ритма, повышением доли тета и бета-ритмов (см. гл. 2);

– *гиперкомпенсации* – происходит поиск наиболее адекватного приспособления к требованиям деятельности и формирование устойчивого динамического стереотипа деятельности. Показатели деятельности и психофизиологические показатели отличаются нестабильностью.

2. **Стадия оптимальной работоспособности** характеризуется стабильными параметрами деятельности и организма. Она определяется как «устойчивое рабочее состояние» или состояние «функционального комфорта», отражающее оптимальность психофизиологических затрат (высокая продуктивность достигается минимальными затратами). Статистически достоверных изменений в психофизиологических показателях не наблюдается.

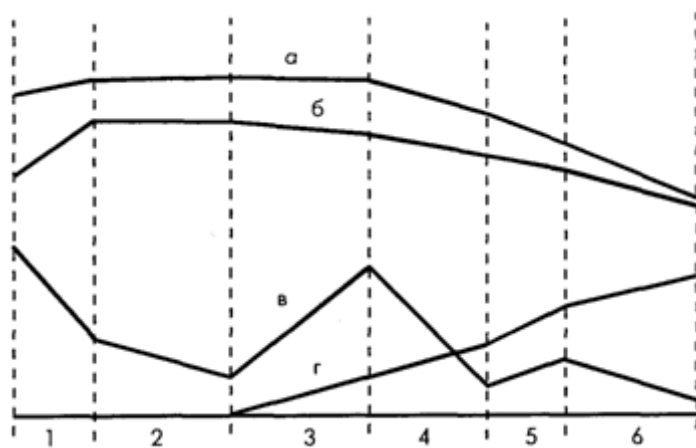


Рис. 18.1. Стадии работоспособности, выделенные по соотношению показателей деятельностного, психического и психофизиологического уровней функциональной системы деятельности (разделены вертикальными линиями)

1 – вработываемость; 2 – оптимальная работоспособность; 3 – полная компенсация; 4 – неустойчивая компенсация; 5 – конечный порыв; 6 – прогрессивное снижение работоспособности; а – максимальные резервные возможности; б – эффективность работы; в – утомление; г – напряженность [Егоров, Загрядский, 1973]

3. **Стадия полной компенсации**, которая постепенно приходит на смену предыдущей и отражается в снижении работоспособности и развитии начальных признаков состояния

утомления, субъективно переживаемом как состояние усталости. Компенсация утомления происходит за счет волевых усилий и активизации физиологических механизмов, что отражается в более высоких, чем в период вработываемости, вегетативных сдвигах и развитии состояния нервно-психического напряжения.

4. **Стадия неустойчивой компенсации** (или выраженного утомления) характеризуется нарастающим утомлением и снижением работоспособности. В этом состоянии наблюдается выраженное чувство утомления и разнообразные по направленности и интенсивности изменения психофизиологических показателей как следствие сложного взаимодействия активационных, регуляторных и компенсаторных систем различного уровня, изменения в которых происходят одновременно и зависят от структуры конкретной деятельности и от того, какая психическая функция испытывает большее напряжение. В этой стадии выделяются подстадии субкомпенсации – сохраняется высокая продуктивность. Компенсация возникающих трудностей осуществляется за счет менее ответственных (энергетически и функционально) процессов и, в частности, путем подключения дополнительных ресурсов.

5. **Стадия «конечного порыва»** – в конце работы при адекватном воздействии на мотивационно-волевую сферу, в особенности при наличии высокозначимых для субъекта целей, может происходить кратковременное повышение продуктивности за счет привлечения «неприкосновенных» психофизиологических резервов организма. Очевидно, что такой режим работы является экстремальным для организма и ведет, как правило, к переутомлению и хроническим заболеваниям.

6. **Стадия декомпенсации** – прогрессивное снижение работоспособности, когда быстро нарастают симптомы утомления, снижается продуктивность и эффективность работы и наблюдаются значительные сдвиги во всех психофизиологических показателях, связанных с системами активации. В этом состоянии волевые усилия уже не обеспечивают активизацию компенсаторных и защитных систем, в операторской деятельности появляются отказы и срывы, когда дальнейшее выполнение деятельности может и должно быть прекращено [Егоров, Загрядский, 1973; Платонов, 1978; Шапкин, Дикая, 1996].

Как показывают эти данные, построение кривой работоспособности для конкретного субъекта возможно только с привлечением психофизиологических измерений. Эти исследования имели исключительное практическое значение для разработки режимов труда, для оценки эффективности и надежности человека, работающего в системах «человек–техника–среда».

5. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ДЕТЕРМИНАТЫ АДАПТАЦИИ ЧЕЛОВЕКА К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В настоящее время основными направлениями в изучении адаптации стали определение этапов становления психофизиологической системы адаптации, критериев ее сформированности, выделение компонентов структуры этого феномена, стратегий развития его составляющих во времени и определение детерминант этого развития.

На основе системного анализа в сформированной психологической системе адаптации, кроме когнитивного и мотивационно-волевого, исследователи выделяют активационный компонент, который связан с органическими и функциональными затратами,

направленными на достижение значимых для субъекта целей, с одной стороны, и компенсацию факторов, препятствующих достижению этих целей, – с другой [Александровский, 1976].

Феноменально регулирующая роль механизмов активизации, преобразования и распределения ресурсов проявляется в индивидуальном паттерне фоновой ЭЭГ-активности, повышении/снижении общего уровня активации в процессе адаптации, величине диапазона перестроек ЭЭГ в критический период адаптации и в динамике ЭЭГ на микроинтервалах времени.

На основе анализа взаимодействия ЭЭГ-показателей активационного и продуктивных параметров когнитивного компонентов адаптации в операторской деятельности были выделены когнитивные стратегии адаптации, определяющие динамику эффективности деятельности и характер распределения физиологических ресурсов. Показано, что гибкая и мобилизационная стратегии реализуются преимущественно при большом объеме ресурсов, а стратегии компенсации и угадывания – при дефиците ресурсов [Шапкин, Дикая, 1996].

Колебательный характер психофизиологических процессов, усиливающийся в измененных психофизиологических функциональных состояниях (ПФС; см. параграф 5), объясняет причины пропуска значимого сигнала и появление отказов и «провалов» (lapses) в деятельности оператора вследствие ухудшения ФС человека (см. также гл.8). Были выделены «провалы» трех видов: 1) «пульсары» – пропуски сигналов, не связанные со значительным изменением ЭЭГ, когда испытуемый как бы «теряет» сигнал и начинает использовать стратегию угадывания; 2) конструктивные «провалы» – провалы типа микросна, сопровождающиеся резким увеличением мощности медленных волн и уменьшением мощности альфаи быстрых волн. После самостоятельного пробуждения наблюдается даже повышение продуктивности обнаружения сигнала; 3) деструктивные «провалы», когда для пробуждения требуется постороннее вмешательство и продолжение деятельности становится практически невозможным. Последние характеризуются увеличением мощности медленных и уменьшением мощности бета-2-ритма и наблюдаются при выраженной деформации ПФС испытуемого [Шапкин, Дикая, 1996].

Психофизиологические данные помогают на практике различать состояния психической адаптации и дезадаптации, выявлять динамику и формы процесса адаптации, уровни и варианты адаптационных систем, а также определять группы факторов, влияющих на процесс адаптации, которые усиливают или уменьшают компенсаторные возможности и ресурсы человека.

6. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ (ПФС)

Актуальность изучения ПФС определяется их вкладом в обеспечение эффективности деятельности и надежности человека, а также увеличением количества профессий и изменением условий труда, когда психофизиологические возможности человека становятся определяющими в развитии тех или иных ПФС. Именно данные психофизиологических исследований в сочетании с психологическими методами обусловили исследования ПФС, выделив их в отдельный предмет изучения.

В русле этих исследований ПФС понимается как системная реакция (от организменного до личностно-психологического уровня), обеспечивающая необходимый уровень

ресурсного обеспечения деятельности и компенсации возникающих затруднений. Поскольку основным критерием изменения состояния является изменение характера ресурсного обеспечения, именно этот аспект является базовым в исследованиях ПФС и обуславливает применение электрофизиологических методов для их объективной оценки (полиэффекторный метод).

Накоплено большое количество эмпирических данных о различных типах ПФС, а также разработаны методы и критерии их диагностики [Суворова, 1975; Методы и критерии оценки функц. комфорта, 1978; Фролов, 1987; Практикум по осн. физиол. труда, 1988; Леонова, 1994 и др.]. Определены и типичные для профессиональной деятельности состояния: монотония, утомление и напряженность. Характер функционирования обеспечивающих деятельность физиологических и психологических систем организма позволил выделить системные основания для дифференциации состояний напряженности. Преобладание когнитивного или эмоционально-активационного компонентов определяет развитие эмоциональной, или операциональной, напряженности [Наенко, 1976], а принцип, основанный на анализе изменения психофизиологической цены деятельности [Чайнова, 1986], позволяет различать продуктивную и непродуктивную формы напряженности. Обобщенный и количественный показатель цены деятельности, разработанный на основе психофизиологических параметров, стал широко использоваться в эргономических исследованиях для оптимизации условий, содержания и режимов трудовой деятельности, оценки и прогнозирования работоспособности.

В отличие от тех, кто фактически отождествляет ПФС человека с ФС мозга, представители субъектно-деятельностного направления при анализе ПФС основываются на психологических традициях, выдвигая на первый план активность субъекта труда, и рассматривают физиологические изменения в ПФС как вторичные по отношению к мотивам и целям деятельности.

Еще одной из проблем ПФС, имеющей практическое значение, является проблема саморегуляции состояний, основная цель которой – гармонизация взаимоотношений с окружающим миром и с самим собой (Котик, 1974; Конопкин, 1980). Эта цель может быть достигнута благодаря активизации механизмов непроизвольной и произвольной саморегуляции различного уровня, обучению способам и приемам произвольной саморегуляции, включая аутотренинг, йогу и др. Подход к саморегуляции ПФС как определенному виду психической деятельности позволил показать, что ее успешность определяется индивидуальным стилем саморегуляции [Дикая, 1990], (Щедров, 1994), который является результатом взаимодействия двух механизмов: на психодинамическом уровне – механизма экстра-интраверсии, который обеспечивает поведенческую и эмоциональную вариативность, и на физиологическом – определенного типа вегетативной регуляции (эрготрофотропного), ответственного за энергетическое обеспечение психической деятельности.

У лиц с гармоничным стилем (экстравертов с высокой энергетикой) оба механизма работают как один слаженный механизм, у них достаточно жизненных сил, чтобы активно взаимодействовать с окружающим миром. Другая тактика – у лиц с экономным стилем саморегуляции (интровертов с низкой энергетикой). Эти испытуемые, имея слабые энергетические ресурсы, осторожны, стараются не тратить свои эмоции понапрасну, и если им приходится работать в условиях, требующих больших энергетических затрат, то у них быстро развиваются состояния утомления, депрессии и психического истощения. Однако в комфортных условиях этот стиль саморегуляции может быть для них оптимальным. Совсем другая картина наблюдается в группе интровертов с эрготропным реагированием. Будучи не очень активными в поведении и имея большие резервы, они как

бы накапливают ресурсы и поэтому в напряженных условиях могут позволить себе выплеснуть эмоции наружу, не ухудшая своего состояния. Их стиль саморегуляции, который определен нами как накопительный, также приближается к оптимальному. В наиболее сложной ситуации оказываются экстраверты с трофотропным реагированием, представители затратного стиля. Обладая низкими энергетическими ресурсами, в своем поведении они затрачивают массу энергии, что делает их стиль саморегуляции наиболее неэффективным неоптимальным. Знание индивидуального стиля позволяет более успешно осуществлять регуляцию ПФС и разрабатывать индивидуально-ориентированные системы обучения методам саморегуляции.

7. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ (БОС)

Интерес к исследованиям биологической обратной связи (БОС) в целях произвольного управления ФС на основе объективной информации о динамике психофизиологических показателей возник в связи с данными об изменениях в ФС человека, предшествующих изменениям в деятельности и обуславливающих их. Психофизиологическая сущность метода состоит в организации на основе БОС дополнительного сенсорного контроля над физиологическим процессом с возможностью последующей выработки ассоциативного (условно-рефлекторного) регулирования с целью направленного изменения выбранного параметра. Эти методы примечательны своей универсальностью и неспецифичностью, так как открывают возможности в регулировании произвольных и произвольных нервных, соматических и вегетативных функций, участвующих в регуляции ФС, и профессиональных функций [Василевский, 1982; Польшин, 1983].

Представление о физиологических причинах эффекта БОС как важнейшем принципе организации и функционирования живых систем было разработано П.К. Анохиным в созданной им теории функциональных систем (см. гл. 14). Исходя из этой теории, под влиянием БОС происходит усиление мотива достижения и произвольное использование дополнительных энергетических ресурсов и, как следствие, расширение границ работоспособности человека [Анохин, 1978]. В качестве сигналов БОС чаще всего используются значимые сдвиги в показателях КГР (изменение частоты физических колебаний и уровня тонической составляющей), изменения ЧСС или ЭЭГ (чаще всего в диапазоне альфа-ритма: его частоты и амплитуды).

В настоящее время в связи с техническими возможностями и компьютеризацией многих видов профессиональной деятельности можно создать системы управления с использованием БОС практически от любого психофизиологического показателя, как отдельного, так и в совокупности с другими, даже от моментов синхронных изменений в показателях нескольких функций с целью их изменения в необходимом для данной деятельности направлении.

И, конечно, на эффективность применения БОС влияют индивидуально-психологические характеристики человека. Обнаружено, что БОС предпочитают люди, обладающие высокой эмоциональной чувствительностью или стремлением к самоконтролю, особенно контролю за ситуацией и состоянием, с опорой на первосигнальные или второсигнальные регулирующие образы и т.д.

Методы саморегуляции деятельности и состояния на основе БОС позволяют не только влиять на эффективность выполнения профессиональной деятельности, поддержание работоспособности и снижение напряженности, но и используются в биотехнических системах с целью индивидуально-ориентированного воздействия на работоспособность человека и повышение его надежности.

Особо следует остановиться на использовании в ряде прикладных задач метода специальных психофизиологических исследований (СПФИ), который основан на комплексной регистрации психофизиологических характеристик эмоционального состояния с использованием специального прибора – полиграфа, часто неверно именуемого «детектором лжи», или «лайдетектором».

Инициатором работ по применению методов психологии в целях выявления скрываемой информации еще в 20-е гг. был А. Р. Лурия [1984]. В основу этих работ был положен широко применявшийся в экспериментальной психологии ассоциативный метод, в дополнение к которому он предложил регистрировать с помощью прибора время реакций испытуемого на слова-раздражители. Согласно сформулированному им принципу, выявление у человека скрываемой им информации психофизиологическим методом – «единственная возможность изучить механику внутренних «скрытых» процессов путем соединения скрытых психических процессов с каким-нибудь одновременно протекающим и доступным для непосредственного наблюдения процессом, в котором внутренние закономерности и соотношения находили бы свое отражение» [Лурия, 1984, с. 231].

Более полувека этот метод применяется для решения следующих практических задач: скрининговые проверки нанимаемого на службу персонала, периодическое тестирование работающего персонала на соответствие требованиям, предъявляемым к его работе, служебные расследования фактов хищения, подлога и других случаев нанесения ущерба фирме, включая защиту секретной информации. В настоящее время обобщение специалистами многолетних данных, проведенное в США, показало, что точность метода применительно к разным задачам составляет 80–95%. Основными причинами ошибок являются трудности в интерпретации изменений физиологических показателей при полиграфической регистрации, вызванные недостаточной разработанностью концептуального аппарата, несовершенством вопросников, предъявляемых человеку в ходе тестирования, невыполнением требований комплексной регистрации психофизиологических характеристик, с одной стороны, и недостаточной квалифицированностью и низким морально-этическим статусом специалистов, проводящих испытания, отсутствием учреждений, обеспечивающих подготовку и лицензирование таких специалистов, с другой стороны [Холодный, Савельев, 1996].

8. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Психофизиологический анализ профессиональной деятельности предполагает «рассмотрение ее как сложного, многомерного и многоуровневого, динамического и развивающегося явления» [Ломов, 1984, с. 216], и поэтому исследование деятельности не должно ограничиваться анализом только психологических составляющих и их социальной обусловленности – необходимы изучение физиологического обеспечения деятельности и разработка концепций, анализирующих физиологические процессы, ее реализующие. Именно поэтому психофизиологический анализ деятельности, изучение ее структуры и физиологических составляющих и их взаимоотношений с психологическими составляющими стало существенным направлением в совершенствовании трудовой деятельности человека, возникновение которой связано с исследованием рабочих движений, проведенных еще И.М. Сеченовым.

Психофизиологические особенности отдельных видов трудовой деятельности вошли составной частью в профессиографию – психологическое описание профессий, что

позволило сделать более объективным психологический анализ деятельности. Совершенствование методов психофизиологического анализа преимущественно физических видов труда было в основном связано с анализом движений и таких их характеристик, как скорость, сила в определенные интервалы времени одновременно с параллельной регистрацией тех физиологических функций, которые преимущественно обеспечивают выполнение этих работ: электромиография, электрокардиография, пневмография и т.п. [Косилов, 1967]. В результате было показано, что физическая работа сопровождается выраженными функциональными сдвигами вегетативных функций, степень которых отражает тяжесть и интенсивность физической работы. Полученные данные послужили основанием для рационализации труда, разработки режимов труда и отдыха, рекомендаций по безопасности труда и профессиональному обучению.

В отличие от физической работы, умственная деятельность характеризуется большим разнообразием и становится основной в целом классе операторских профессий. Важность психофизиологического анализа деятельности специалистов-операторов в системах управления подчеркивалась многими психологами. В связи с тем, что содержанием подобной деятельности является прием информации, ее переработка и принятие решения, функциональные изменения, происходящие в организме человека, отражаются преимущественно не в изменениях вегетативных процессов, а в динамике изменений характеристик ЦНС.

Именно поэтому первоначально психофизиологический анализ деятельности рассматривался как особый вид операций, подчиненных цели деятельности, но обладающих своими подцелями и находящихся на разных иерархических уровнях психологической системы деятельности [Зараковский, 1968]. Комплексные исследования изменений активационно-энергетической составляющей функциональной системы деятельности по данным полиграфического анализа показали, что активационный компонент деятельности является интегративной психофизиологической подсистемой, которая включает специфические и неспецифические механизмы активации, взаимодействующие с когнитивными и мотивационно-эмоциональными подсистемами деятельности. Данный вид психофизиологического анализа позволяет определять функциональную нагрузку конкретного оператора и те умственные операции или ситуации, на которые падает большая нагрузка и ответственность за успешность выполнения работы и на которые должно быть направлено внимание психологов труда и инженерных психологов [Зараковский, 1968].

Одной из таких ситуаций в умственной деятельности является проблемная ситуация, которая, по определению Б.Ф. Ломова, представляет собой «ситуацию, включающую неопределенность, требующую принятия решения и возникающую на всех уровнях отражения и регуляции деятельности» [1984, с. 224]. Чем выше степень несоответствия между объективной действительностью и ее психическим отражением, тем больше времени необходимо субъекту, чтобы понять и оценить это несоответствие, решить проблему, тем более эмоционально он переживает при принятии решения.

Для анализа проблемностей и их классификации обычно используются содержательные психологические методы, а физиологические методы только подтверждают субъективную напряженность при принятии решения. Выделив на основе содержательных психологических методов три класса проблемностей, Ю.Я. Голиков и А.Н. Костин [1996] в качестве количественного метода выявления проблемностей проанализировали особенности ЭОГ – межсаккадические интервалы (МСИ) в движениях глаз, рассматриваемые в ряде работ в качестве объективных индикаторов структурных единиц деятельности, длительность которых определяется ее сложностью. Выделение с помощью

таксономического анализа несколько диапазонов МСИ и соотнесение их с содержанием проблемностей позволило авторам дать количественную оценку проблемностям разного класса, определить психологическую структуру деятельности, ее субъективную сложность, степень освоения данной деятельности конкретным субъектом и повысить надежность деятельности (рис. 18.2). Это исследование еще раз показало, насколько важен для психофизиологического анализа деятельности обоснованный выбор физиологических параметров.

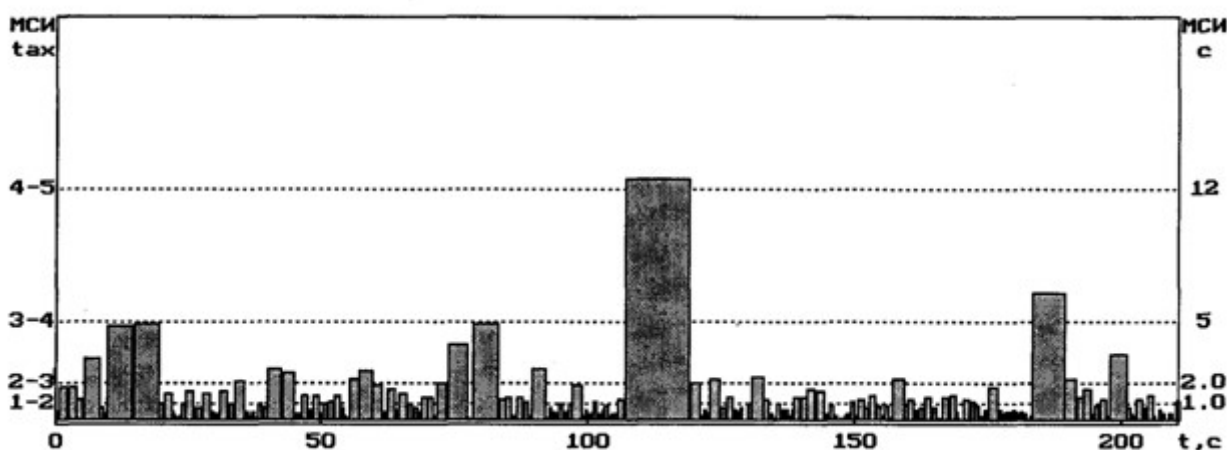


Рис. 18.2. Отражение в динамике длительностей межсаккадических интервалов (МСИ) проблемностей разного уровня, возникающих в процессе выполнения субъективно сложной деятельности (по пилотированию самолета)

По горизонтальной оси – время выполнения деятельности; по вертикальным осям: на правой шкале – длительность МСИ, на левой шкале – верхние границы токсонов, характеризующих включенность следующих уровней регуляции: 1 – непосредственного взаимодействия; 2 – опосредованной координации; 3 – программно-целевой организации; 4 – личностно-нормативный; 5 – мировоззренческих коррекций [Голиков, Костин, 1996]

Глава 19 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Сравнительная психофизиология – наука, нацеленная на установление закономерностей и выявление различий в структурной и функциональной организации мозга, поведении и психике у животных разных видов, в том числе и у человека. Сравнительный метод позволяет оценить филогенетическую близость видов и, тем самым, способствует разработке представлений об эволюции мозга, психики и поведения.

Различия между животными разных видов, а также между животными и людьми многообразны. И если морфологические и поведенческие различия между ними, как правило, очевидны, то в том, что касается психики, субъективного мира разных животных подобные заключения оказываются довольно общими и слабо аргументированными, поскольку трудно определить, в чем же заключаются эти различия, а тем более установить их причину.

Как известно, существовало два разных подхода к изучению психического. В первом случае для описания субъективного мира животного наблюдатель использовал аналогию с

собственным «внутренним миром», что, помимо субъективизма (отсутствия общепризнанной определенности), придавало психике животных антропоморфные черты. Примером такого рода могут служить описания, в которых даже действия беспозвоночных связываются с чувствами, рассудком и свободой воли (Romanes, 1883 [цит. по: Кэндел, 1980, с. 15]), а также утверждения, что «чувства и интуиция, различные эмоции и способности, такие, как любовь, память, внимание, любопытство, подражание, благоразумие и т.д., составляющие предмет гордости человека, в зачаточном, а иногда и хорошо развитом виде могут быть обнаружены у более низкоорганизованных животных» (Darwin, 1871 [цит. по: Кэндел, 1980, с. 14]).

Напротив, «объективная» психология по сути отвергала категорию психического, утверждая, что можно «написать труд по психологии..., ни разу не используя такие термины, как «сознание», «психические состояния», «переживания», проверяемые интроспективно, «образы» и т.п. Все можно описать в понятиях стимулов и реакций, формирования навыков, интеграции этих навыков и т.д.» [Watson, 1913, с. 167]. Оба этих подхода, хотя и в модифицированном виде (особенно второй), в силу развития методов исследования мозга и поведения, – сохранились и до настоящего времени в виде бытовой психологии и «классической» нейрофизиологии, в которой подразумевается, но не всегда эксплицируется, что изучение строения и активности мозга позволит до конца объяснить поведение. Проблемы, связанные с определением психического и поиском адекватных методов его изучения, до сих пор однозначно не решены, что определяет существование разнообразных подходов к их решению (см. гл. 14).

1. ПОЯВЛЕНИЕ ПСИХИЧЕСКОГО

Наиболее принятой в настоящее время точкой зрения является та, что психическое – атрибут живых систем, а неживая природа, включая созданные людьми сложные устройства, психикой не обладает. Это важное отличие живых систем от неживых отмечено П. Милнером в «Физиологической психологии»: «Изобретатель даже самой сложной самоорганизующейся машины может, на свое счастье, не беспокоиться о том, чтобы обеспечить своему изобретению непосредственное осознание его входного сигнала, которое, по-видимому, свойственно животным (по крайней мере, мне самому). Он может сделать машину, которая будет сортировать предметы в соответствии с длиной волны отражаемого ими света, но он не может указать на какое-то одно из реле или транзисторов и сказать, что когда через него проходит ток, машина, скажем, «ощущает» желтый цвет. Можно сделать машину, которая будет взвизгивать и подпрыгивать в присутствии определенных раздражителей, и даже такую, которая будет запоминать полученный опыт, чтобы избегать подобных воздействий в будущем, но ее изобретатель не станет утверждать, что вложил в нее способность чувствовать то, что мы называем болью» [Милнер, 1973, с. 14]. Но, признавая появление психики у животных, некоторые авторы, однако, отделяют ее от них, рассматривают психическое как некую отдельную реальность, «ментальный мир» [Porper, Eccles, 1977]. Этот мир может взаимодействовать с мозгом высокоорганизованных животных. Таким образом, если для П. Милнера «осознание» и «ощущение» возникают в самой живой системе, в мозге животного, то, с точки зрения Дж. Экклса [Eccles, 1992], мозг – лишь «место встречи» или «устройство», с помощью которого организм имеет возможность взаимодействовать с «ментальным миром».

Несмотря на существующее разнообразие мнений о моменте появления психики (все живое обладает психикой; психика только у животных; только у животных, обладающих нервной системой; только у млекопитающих), наблюдается сходство мнений по поводу того, что появление в эволюции человека явилось началом кардинальных изменений в соотношениях организма со средой и сопровождалось изменениями в психике. Как бы ни

определялось психическое (психические процессы и состояния, субъективный мир, индивидуальный опыт), пропасть между инфузорией и человеком – безгранична (рис. 19.1): в своем окружении (рис. 19.1 А, слева) инфузория, по видимому, «выделяет» лишь те немногие объекты, которые для нее витально значимы, например пища (рис. 19.1 А, справа), и, напротив, используя накопленный многообразный опыт поколений и общественное производство, люди оказались способны создавать дворцы, намного превышающие потребности одного человека или семьи в укрытии, и произведения искусства – для удовлетворения «эстетических чувств» (рис. 19.1 Б).

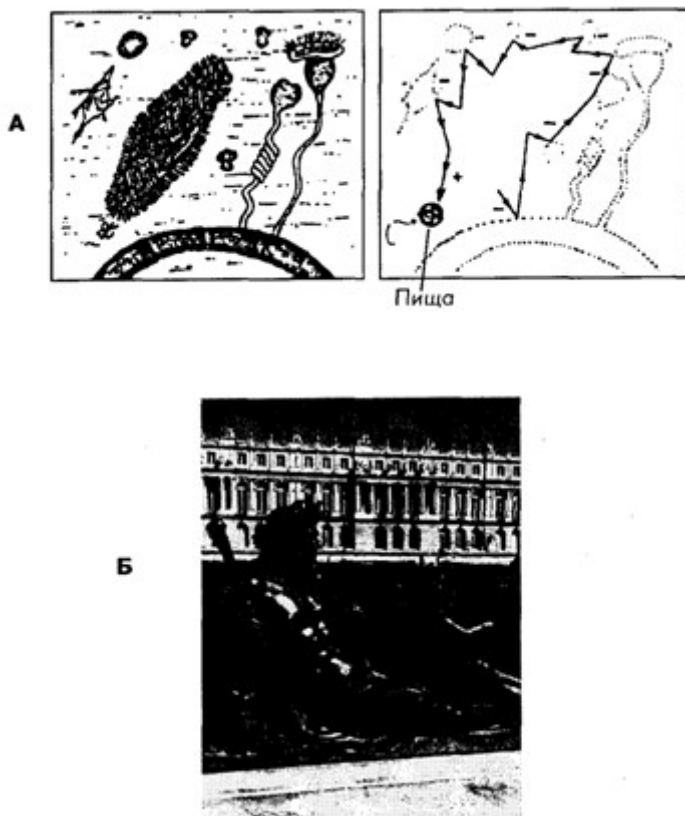


Рис. 19.1. А. Среда обитания инфузории (слева). Весь субъективный мир инфузории (справа) [Uexkull, 1957]. Б . Частичка мира человека

Вне зависимости от уровня эволюционного развития, по каким бы критериям сложности ни проводилось сравнение ныне живущих животных, придется согласиться, что «все животные, от наиболее просто организованных до самых сложных, вписаны в их уникальные миры одинаково полно. Простой мир соответствует простым животным, а хорошо структурированный мир (well-articulated world) – сложным» [Uexkull, 1957, p. 11]. Усложнение субъективного мира и принципиальное увеличение приспособительных потенций в эволюционном ряду оказались обусловлены появлением и развитием нервной системы. Значительно большие, даже по сравнению с другими приматами, возможности приспособления человека к действию многообразных и сильных по интенсивности неблагоприятных факторов среды тоже, главным образом, связаны с особенностями организации его мозга. Безусловно, важным оказалось и другое, а именно, что структурные изменения мозга, обусловившие появление специфически человеческих особенностей последнего, произошли у предшественников человека, к этому времени уже «приобретших» плаценту и молочные железы, видоизмененные кости таза, стоп и кистей рук, особенное строение артикуляционного аппарата. Все это в комплексе и позволило человеку занять вершину эволюционной пирамиды.

Рассмотрим эволюцию видов и структурной организации мозга для того, чтобы полнее представить картину эволюции психического и выяснить, когда и каким образом могли происходить эти изменения.

2. ЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ

Современные данные об эволюции животных указывают на расхождение линий эволюции и развитие параллельных линий (рис. 19.2 А), в том числе и среди млекопитающих (рис. 19.2 Б), и среди приматов (рис. 19.2 В). Это, в частности, означает, что сравнение строения мозга у грызунов, хищных и приматов или же у гориллы, шимпанзе и человека является исследованием не филогенетической, а адаптивной эволюции [Батуев, 1979], поскольку развитие шло в параллельных, независимых друг от друга линиях от общего, в каждом из ранее названных примеров своего, предшественника. Выводы о филогенетической эволюции видов и мозговых структур возможны лишь на основе анализа в последовательных рядах. Например, линия, ведущая к человеку, схематично может быть представлена следующим образом: рептилиеподобные млекопитающие – однопроходные – сумчатые – насекомоядные – обезьяны – приматы – большие обезьяны – африканские человекообразные обезьяны (рис. 19.2 Б, В), хотя и очевидно, что ныне живущие виды могут в той или иной степени отличаться от своих исходных форм – вымерших предков.

Прежде чем перейти к краткому описанию основных структурных различий мозга филогенетически разных животных и выяснению эволюционных закономерностей в развитии мозга, следует остановиться на вопросе о том, что является источником многообразия признаков, с которым имеет дело естественный отбор, и в результате каких «событий» появляются новые таксоны. Считается, что процессы развития находятся под генетическим контролем и что эволюцию следует рассматривать как результат изменений в генах, регулирующих онтогенез. Одним из оснований для заключения о том, что морфогенез, а тем самым и морфологическая эволюция (появление новых групп организмов) связаны не столько с изменениями структурных генов, сколько с изменениями регуляторных генов, управляющих генетической программой онтогенеза, являются данные, свидетельствующие о том, что морфологическая эволюция слабо коррелирует с молекулярной эволюцией (эволюцией белков). Так, например, лягушки за 150 млн. лет своей истории почти не изменились ни анатомически, ни по образу жизни, в то время как диапазон морфологического разнообразия у млекопитающих велик: от летучих мышей до китов, от слонов до человека. Несмотря на «морфологический консерватизм» лягушек, аминокислотные последовательности их белков подверглись значительным эволюционным изменениям. И, наоборот, человек и шимпанзе быстро дивергировали и многие систематики относят их к разным семействам, однако аминокислотные последовательности их белков на 99% одинаковы [Рэфф, Кофмен, 1986]. Другими аргументами в пользу морфогенеза за счет регуляторных генов служат данные об отсутствии корреляции между сложностью организации животного и величиной генома, наблюдаемые различия в величине генома у близкородственных животных, которые имеют сходную морфологическую сложность, а также то, что количество генов в геноме гораздо выше количества экспрессируемых (функционирующих) генов.

А

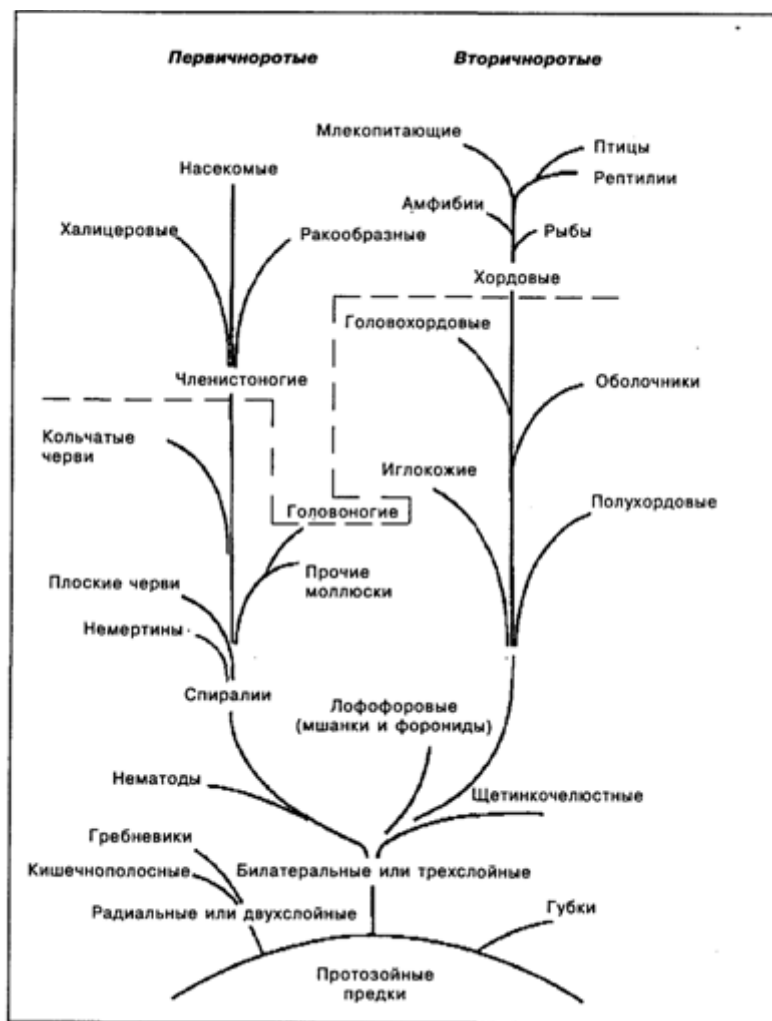
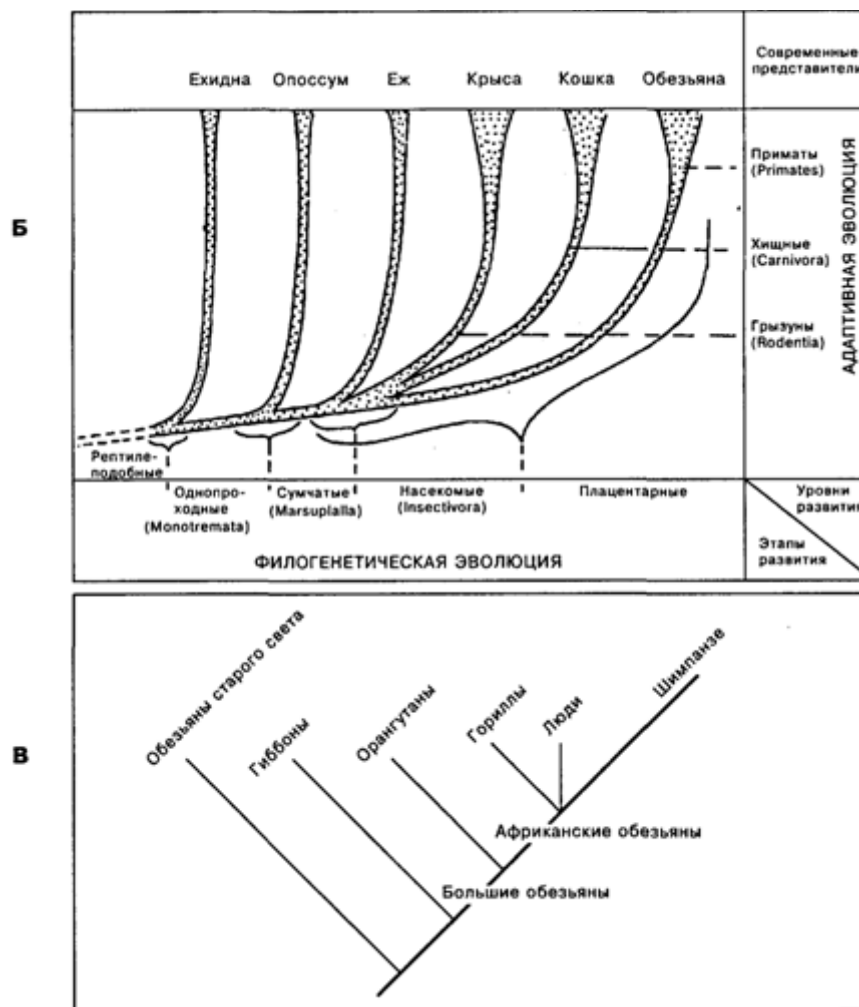


Рис. 19.2. А. Филогенетическое дерево Metazoa [по Рэфф, Кофман, 1986]. Пунктирная линия – условная граница между таксонами с элементарной сенсорной психикой и таксонами с перцептивной психикой [по Фабри, 1993]



Б. Эволюционное дерево млекопитающих с выделением этапов филогенетической эволюции и уровней адаптивной эволюции [Батуев, 1979].

В. Филогенетическое дерево высших обезьян [Povinelli, Preuss, 1995]

Регуляторные гены являются «переключателями» между альтернативными путями развития, и количество их относительно невелико. Они функционируют на протяжении всего процесса развития, управляя процессом онтогенеза тремя различными способами: 1) регулируя время наступления тех или иных событий; 2) делая выбор из двух возможностей, тем самым определяя судьбу клеток и частей зародышей и 3) интегрируя экспрессию структурных генов и обеспечивая создание стабильных дифференцированных тканей. Поскольку регуляторный ген способен влиять на скорость роста какой-то определенной структуры, он контролирует как сроки появления, так и размеры данной структуры. А поскольку онтогенез складывается из связанных между собой процессов, т.е. формирование каждой отдельной структуры зависит как во времени, так и в пространстве от формирования других структур, изменения в сроках возникновения одного морфогенетического события могут иметь глубокие последствия, изменяя многие дальнейшие зависящие от него ступени онтогенеза [Рэфф, Кофмен, 1986]. Важно отметить, что модификации генетических регуляций приводят к возникновению новых структур, в том числе и разных «конструкций» мозга, а тем самым, и типов поведения, открывающих новые адаптивные возможности. Очевидно, что бифуркации на всех схемах, представленных на рис. 19.2, связаны именно с такими процессами появления новых признаков. В дальнейшем, после бифуркаций, изменения носят характер адаптивной эволюции, как это, например, показано на рис. 19.2 Б в ряду млекопитающих.

Такой тип морфогенеза может объяснить «скачки» в развитии живого, связанные как с возникновением нервной системы и появлением психики, так и с формированием сложноорганизованного мозга человека с его отличной от других животных психикой, а также то, почему, даже приложив невероятные усилия и создав все условия, не удастся «превратить» шимпанзе в человека, енота «заставить» говорить, а кролика – охотиться на слонов.

Наряду с зоологической, существует и психологическая классификация животных. Одной из них является классификация К.Э. Фабри, для создания которой он использовал представления А. Н. Леонтьева о «психике как форме отражения, позволяющей животному организму адекватно ориентировать свою активность по отношению к компонентам среды» [Фабри, 1993, с. 7], а в качестве уровней развития психики выделил уровень элементарной сенсорной психики и уровень перцептивной психики, граница между которыми проходит на уровне членистоногие, головоногие и хордовые (см. пунктирную линию на рис. 19.2 А), хотя оказалось, что не все крупные таксоны укладываются в эти рамки. Для высших позвоночных в этой классификации имеется стадия интеллекта, при том, что отмечаются принципиальные различия между интеллектом животных и людей, заключающиеся в том, что мышление животных всегда имеет конкретно-чувственный характер и осуществляется через действия с предметами. Для наиболее часто используемых определений психики (а именно, психика как психические процессы и состояния – субъективный мир – индивидуальный опыт) детальных психологических классификаций животного мира пока не создано.

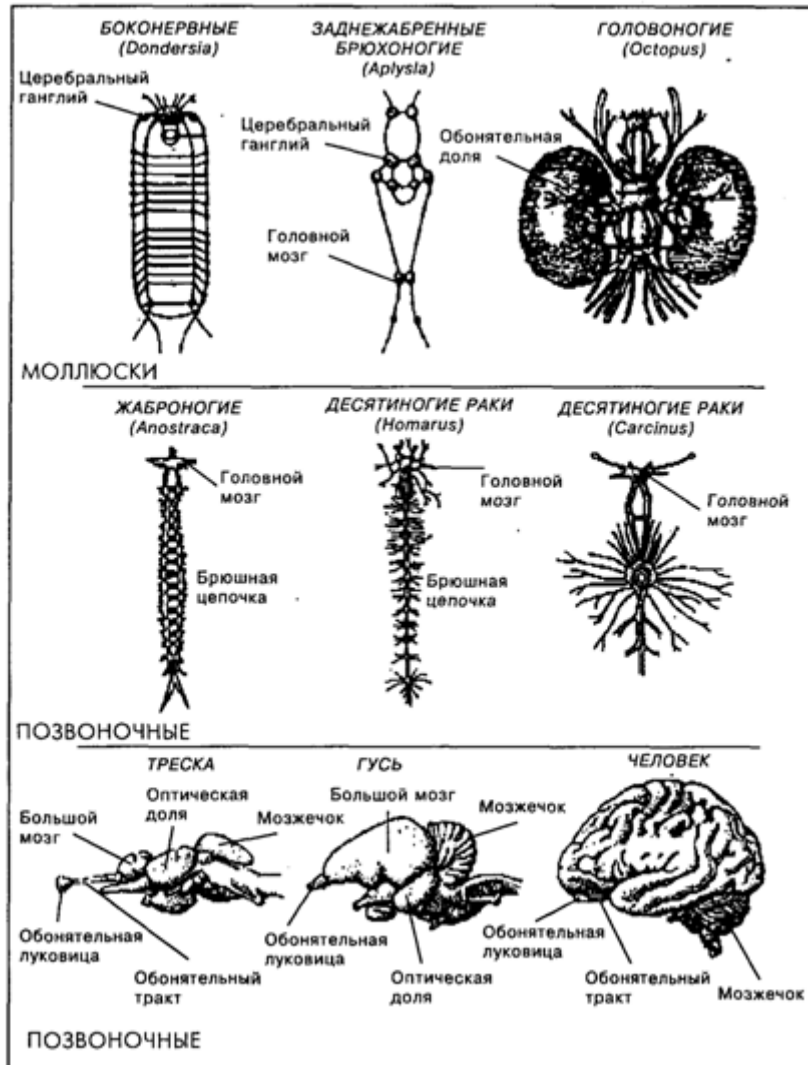
3. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОЗГА

Строение мозга у животных разных видов разнообразно. И хотя, как следует из рис. 19.3, родственные виды, например среди ракообразных или млекопитающих, имеют общие черты в строении мозга, между собой они мало похожи. Именно с появлением нервной системы организмы получили возможность быстрой адаптации к быстро меняющимся факторам среды, что, безусловно, давало преимущества в борьбе за существование. У предков млекопитающих, как и у современных рептилий, кора больших полушарий была очень слабо дифференцирована [Батуев, 1979]. Но на пути от рептилиеподобных предков млекопитающих до ныне живущих млекопитающих произошло значительное увеличение коры мозга по сравнению с другими структурами мозга (рис. 19.4), изменение количества (см. рис. 19.3 В), размеров и формы корковых областей, их модульного строения и связей [Kaas, 1987], произошло увеличение переднего мозга и, как предполагается [McLean, 1993; Povinelli, Preuss, 1995], перемещение главенствующей роли от стриарного комплекса сначала к лимбической системе, а затем к неокортексу и особенно к префронтальной области коры (см. рис. 19.3 Б).

Важной чертой эволюции млекопитающих является уже упомянутое увеличение неокортекса, при этом степень этого увеличения отличает приматов от остальных млекопитающих, а человека – от остальных приматов. В частности, соотношение площади неокортекса у мыши, макаки и человека составляет 1 : 100 : 1000 соответственно [цит. по: Rakic, 1995], а соотношение объемов коры мозга и спинного мозга у крыс и у человека – 31 : 35 и 77 : 2, соответственно (см. рис. 19.4) [Swanson, 1995]. Такая экспансия неокортекса, как полагают, связана с модификацией регуляторных генов, определяющих митотическое деление клеток вентрикулярного (пролиферативного) слоя коры [Rakic, 1995]. При этом, по-видимому, кора развивалась под влиянием внутрикорковых или не прямых таламических подкорковых влияний [Krubitser, 1995]. Такое развитие коры привело к возникновению новых мощных приспособительных функций [Innocenti, Kaas, 1995]. Можно предположить, что именно это явилось основой такого свойства нервной

системы, которое У. Матурана обозначил как способность нервной системы «взаимодействовать со своими собственными внутренними состояниями, как если бы те были независимыми сущностями» [Матурана, 1995, с. 104]. В таком «взаимодействии» нервной системы со своими собственными состояниями может лежать ключ и к пониманию онтологической сути субъективных состояний – «переживаний», «мыслей», «образов», – а также языка и мышления.

А



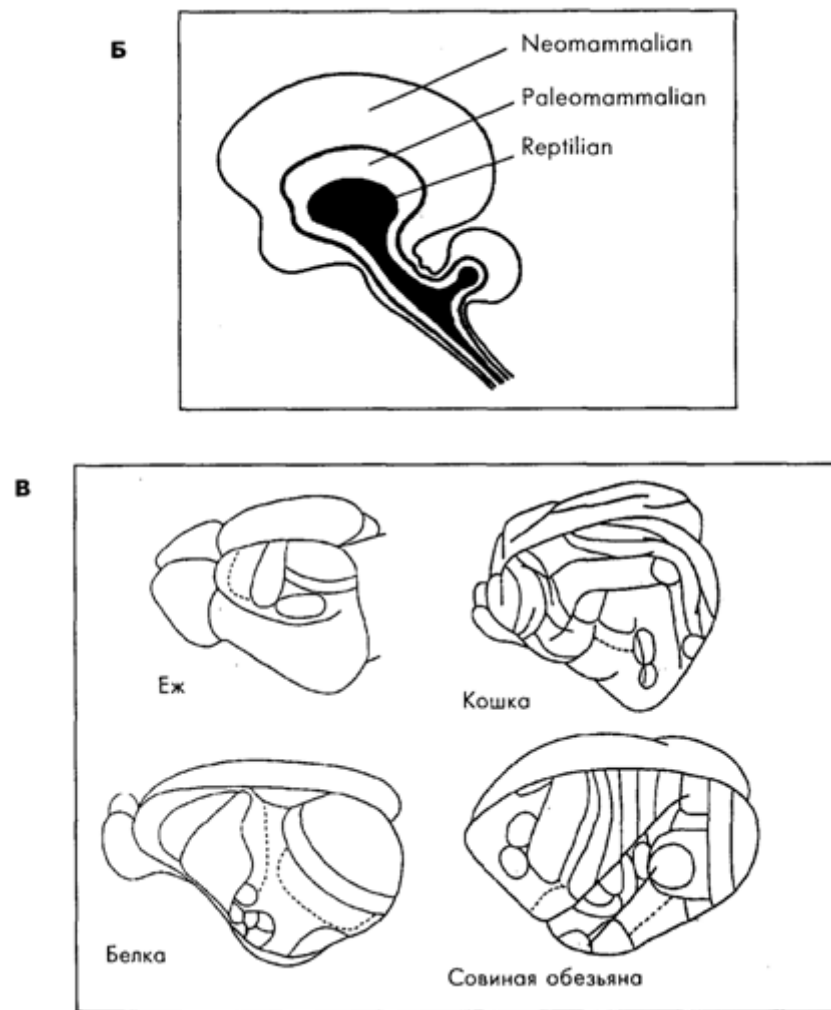


Рис. 19.3. А. Схематичное представление мозга животных, относящихся к линиям моллюсков, членистоногих и хордовых (масштабы разные)[по Кэндел, 1980]

Б. Условное представление триединой эволюции трех основных мозговых ансамблей, приведших к образованию переднего мозга у людей и у других развитых млекопитающих [McLean, 1993].

В . Кортиковые поля у примитивных млекопитающих (еж), у млекопитающих с незначительно более развитой нервной системой (белка) и у двух млекопитающих с умеренно развитым мозгом (кошка и совиная обезьяна) [Kaas, 1987]

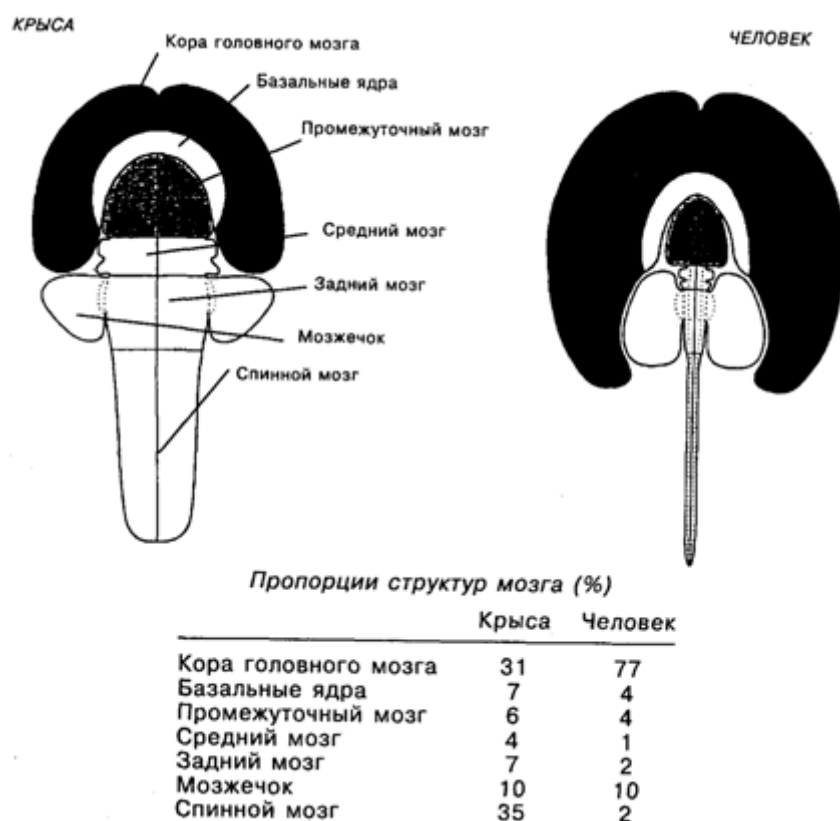


Рис. 19.4. Сравнение размеров разных отделов центральной нервной системы крысы и человека. Пропорции между областями мозга соблюдены [Swonson, 1995]

Внутрикорковые процессы рассматриваются рядом авторов в качестве нейронной основы сознания [Маунткасл, 1981; Эделмен, 1981; Eccles, 1992]. Так, например, в концепциях В. Маунткасла и Дж. Эделмена сознание возникает на основе повторного входа «сигнализации» (см. гл. 11), при этом, согласно одним взглядам, данный процесс происходит в модульных распределенных сетях [Маунткасл, 1981], а согласно другим – в вырожденной группе нейронов [Эделмен, 1981]. По мнению же Дж. Эклса, сознание – побочный эффект, возникший в эволюции неокортекса, наблюдающийся только у млекопитающих и сводящийся к взаимодействию мозга и ментального мира в множестве пресинаптических окончаний корковых нейронов, которые образуют морфологическую единицу – дендрон [Eccles, 1992].

4. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МЕТОД В СИСТЕМНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Системная психофизиология, основы которой были заложены трудами В.Б. Швыркова и его коллег, основана на признании: 1) единой психофизиологической реальности, в которой психологическое и физиологическое – лишь разные стороны рассмотрения системных процессов; 2) способности организмов достигать необходимые для своего выживания результаты – определенные соотношения со средой в качестве критерия эволюционного отбора. При этом индивидуальный опыт отражает филогенетическую историю выживания вида и онтогенетическое развитие индивида и состоит из набора функциональных систем, которые являются элементами субъективного мира, и 3) того, что поведенческий акт формируется в процессе системогенеза – образования новой функциональной системы [Швырков, 1985, 1987, 1995] (см. также гл. 14, 15). Как же с

позиций этого подхода выглядят межвидовые различия поведения и психики и как использовать уже имеющиеся знания о системной структуре индивидуального опыта животных в исследованиях человека?

Современный срез эволюционирующей биосферы представлен животными разных видов и разного филогенетического уровня. Они имеют не только разную анатомию, но и разный репертуар актов поведения. В одной и той же среде разные виды выделяют совершенно разное в зависимости от их поведенческих возможностей и экологии [Uexkull, 1957; Гибсон, 1988; Матурана, 1995; Reed, 1995]. Развитие нервной системы привело к более дробному, более дифференцированному соотношению организма со средой [Uexkull, 1957; Швырков, 1978; Александров, 1989; Матурана, 1995], а следовательно, и более сложной структуре индивидуального опыта. Судить об этой структуре можно на основании изучения активности специализированных относительно элементов опыта нейронов.

Представления о том, что поведенческие возможности определяются разнообразием наборов специализированных нейронов [Швырков, 1985; Крушинский, 1986; Edelman, 1987], уже получили экспериментальное подтверждение (см. гл. 14, 15). Была установлена системоспецифичность нейронов, т.е. принадлежность каждого нейрона только одной системе. Именно эти разработки сделали метод исследования импульсной активности нейронов в поведении объективным методом изучения структуры индивидуального опыта, его формирования и реализации.

Поскольку использование данных, полученных в рамках структурно-функциональной парадигмы, для формулировки заключений о системной специализации нейронов затруднено (см. в [Александров, 1989]), экспериментальное решение задач системной психофизиологии возможно путем выяснения типов и количества поведенчески специализированных нейронов разных типов (паттерны специализации нейронов), вовлеченных в обеспечение поведения, и анализа динамики импульсной активности этих нейронов на последовательных этапах поведения (в разных актах). Сравнительное же системно-психофизиологическое исследование заключается в сопоставлении подобных показателей у индивидов, принадлежащих к разным видам.

Сравнительные исследования системной организации активности мозга в поведении направлены на выяснение особенностей структуры и особенностей формирования индивидуального опыта у животных разных видов. Они должны дать ответ также и на вопрос о наиболее общих закономерностях системной организации активности мозга и поведения, инвариантных у животных с разным строением нервной системы. Выявление общих и видоспецифичных характеристик формирования и реализации индивидуального опыта явится основой для развития системно-эволюционных представлений о мозге, поведении и психике. В частности, оно будет способствовать установлению тех особенностей системной организации мозговой активности, которые отличают человека от животных.

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют как о сходных, так и о различных характеристиках системной организации индивидуального опыта человека и животных. Как и у животных, у людей зарегистрирована активность нейронов, связанная с определенными актами, а также обнаружена зависимость этой активности от цели поведения [Раева, 1977]. В то же время описанные у разных животных нейроны «лиц» [Baylis et al., 1985; Perrett et al., 1982; Kendrick, Baldwin, 1987; Heit et al., 1988 и др.], могут быть отнесены к системам актов «социального» поведения, изучение которого на

нейрональном уровне у животных также уже начато [Oomura et al., 1983; Швыркова, 1990, и др.].

Что касается специфики человека, у него были обнаружены нейроны «слов», т.е. клетки, избирательно активирующиеся при предъявлении определенного слова [Heit et al., 1988; Creutzfeldt et al., 1989 и др.]. Этот факт позволяет предположить существование «добавки» к опыту животных, в виде специфически человеческого опыта – знаний [Швырков, 1995]. Последнее может изучаться путем сопоставления активности мозга «с индивидуальной историей воспитания, обучения и обстоятельств жизни конкретного человека» [Швырков, 1995].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

7. Абульханова-Славская К.А. Деятельность и психология личности. М.: Наука, 1980.
8. Абульханова-Славская К.А. Особенности типологического подхода и метода исследования личности //Принцип системности в психологических исследованиях. М.: Наука, 1990. С. 18.
9. Абульханова К.А., Александров Ю.И., Брушлинский А.В. Комплексное изучение человека//Вестник РГНФ. 1996. № 3. С. 11.
10. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. Т.1–5 М.: Мир. 1986.
11. Александров И.О. Психофизиологическое исследование поведения человека и животных при обнаружении сигнала //Психофизика дискретных и непрерывных задач. М.: Наука, 1985. С. 195.
12. Александров И.О., Максимова Н.Е. Научение //Психология сегодня. М.: Инфра-М. 1997.
13. Александров Ю.И. Отражение интенсивности электрокожного раздражения в ответах корковых нейронов //Материалы 22–23-й итоговой сессии СНО/М.: МЗ СССР. 1971. С. 21.
14. Александров Ю.И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989. 208 с.
15. Александров Ю.И. Макроструктура деятельности и иерархия функциональных систем //Психол. журн. 1995. Т.16. № .1. С. 26.
16. Александров Ю.И. Психология + физиология психофизиология // Психологическая наука: традиции, современное состояние и перспективы. 1997. М.: Ин-т психологии РАН. Т.2. С. 180.
17. Александров Ю.И., Александров И.О. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта с открытыми и закрытыми глазами //Журн. высш. нервн. деят. 1980.Т.31. №6. С. 1179.
18. Александров Ю.И., Греченко Т.Н., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Шевченко Д.Г., Гринченко Ю.В., Александров И.О., Максимова Н.Е., Безденежных Б.Н., Бодунов М.В.

Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т.47. № 2. С. 19.

19. *Александров Ю.И., Самс М., Лавикайнен Ю., Рейникайнен К., Наатанен Р.* Зависимость свойств связанных с событиями потенциалов от возраста элементов субъективного опыта, актуализируемых при категоризации слов родного и иностранного языка //Психол. журн. 1997а.Т.18.№ .С. 133.

20. *Александровский Ю.А.* Состояния психической дезадаптации и их компенсация. М.: Наука, 1976. 269. с

21. *Альдерсонс А.А.* Механизмы электродермальных реакций. Рига: Зинатне, 1985. 129с.

22. *Анохин К. В.* Обучение и память в молекулярно-генетической перспективе //Двенадцатые сеченовские чтения, 1996. М.: Диалог–МГУ, С. 23.

23. *Анохин П.К.* От Декарта до Павлова. М.: Медгиз, 1945.

24. *Анохин П.К.* Сновидения и наука. М.: Моск. большевик, 1945. 39 с.

25. *Анохин П.К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина,1968. 557 с.

26. *Анохин П.К.* Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.

27. *Анохин П. К.* Психическая форма отражения действительности //Избр. труды. (Философские аспекты теории функциональной системы). М.; Наука,1978. С. 338.

28. *Анохин П.К.* Узловые вопросы теории функциональных систем. М.: Наука, 1978. 304 с.

29. *Анохин П.К.* Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.

30. *Анохин П.К.* Из тетрадей П.К.Анохина//Психол. журн. 1980. Т.I. № 4. С.185.

31. *Аристотель.* О душе. М.: Соцэкгиз, 1937.

32. *Артеменко О.И., Кудрякова Т.А., Лебедев А.Н., Маркина А.В.* Психофизиологические показатели способности к обучению у школьников, проживающих на Севере России //Школа и мир культуры этносов. Ученые записки Института национальных проблем образования. Вып.2. М.: Ин-т нац. пробл. обр. 1995. С. 86.

33. *Асмолов А.Г.* Историко-эволюционный подход к пониманию личности //Вопр. психологии, 1986. № 1. С. 28.

34. *Базылевич Т.Ф.* Моторные вызванные потенциалы в дифференциальной психофизиологии. М.: Наука, 1983. 142 С.

35. *Балабан П.М., Максимова О.А., Браворенко Н.И.* Пластические формы поведения виноградной улитки и их нейронные механизмы // Журн. высш. нервн. деят. 1999. Т.42. № 6. С. 1208.

36. *Барабаничиков В.А., Милад М.М.* Методы окулографии в исследовании познавательных процессов и деятельности. М.: Ин-т психологии РАН. М.: 1994. 88 с.
37. *Батуев А.С.* Обратная связь в системе управления движением //Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М. Наука, 1978. С. 195.
38. *Батуев А.С.* Закономерности эволюции интегративной деятельности мозга млекопитающих //Эволюционная физиология. 4.1. Л.: Наука, 1979. С. 146.
39. *Батуев А.С., Куликов Г.Л.* Введение в физиологию сенсорных систем. М.: Выс. школа, 1983. 247 с.
40. *Безденежных Б.Н.* Образ и внимание: психофизиологическое изучение двух аспектов деятельности с позиций системно-эволюционного подхода //Труды Института психологии РАН. М.: Ин-т психологии РАН. М.: 1995. Т. 1.С. 186.
41. *Безденежных Б.Н., Пашина А.Х.* Структура ЭЭГ-активности при печатании предложения на пишущей машинке //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 185.
42. *Беленков Н.Ю.* Принцип целостности в деятельности мозга. М.: Медицина. 1980. 311с.
43. *Белоус В.В.* Проблемы интегрального исследования индивидуальности. ПГПИ: – Пермь, 1981
44. *Береговой Г.Т., Пономаренко В.А.* Психологические основы обучения человека-оператора готовности к действиям в экстремальных условиях //Вопросы психологии. 1983. № .1. С. 23.
45. *Беритов (Беритаивили) И.С.* Структура и функции коры большого мозга. М.: Наука. 1969. 531 с.
46. *Бернштейн Н.А.* О построении движений. М.: Медгиз. 1947. 255 с.
47. *Бернштейн Н.А.* Очерки по физиологии движений и физиологии активности М.: Медицина. 1966. 349 с.
48. *Бехтерев В.М.* Объективная психология. М.: Наука, 1991.
49. *Бехтерева Н.П.* Нейрофизиологические аспекты психической деятельности. Л.: Наука,1971.118 с.
50. *Бехтерева Н.П.* Здоровый и больной мозг человека. Л.: Наука, 1980. - 208 с.
51. *Блауберг И.В., Садовский В.Н., Юдин Б.Г.* Философский принцип системности и системный подход //Вопросы философии. 1978. № 8. С. 39.
52. *Блауберг И.В., Юдин Б.Г.* Системный подход как современное общенаучное направление //Диалектика и системный анализ. М.: 1986. С. 136.
53. *Блок В.* Уровни бодрствования и внимание //Экспериментальная психология. М.: Прогресс. 1970. С. 97.

54. Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум и поведение. М.: Мир.1988.246 с.
55. Бовин Б.Г. Нейрофизиологическая модель многоальтернативного выбора //Психофизиологические закономерности восприятия и памяти. М.: Наука,1985. С. 55.
56. Бодунов М.В. Структура формально-динамических особенностей активности личности //Вопросы психологии. 1977а. № 5. С. 129.
57. Бодунов М.В. О связи интегральных ЭЭГ-параметров с формально-динамическими проявлениями активности //Физиология человека. 1977б. № 3. С. 3-94.
58. Бодунов М.В., Романова Е.С. Факторная структура пересмотренной версии Темпераментального опросника Стреляу: на примере русской и немецкой популяции //Психологический журнал. 1993. Т. 14. № 3. С. 56.
59. Бодунов М.В., Безденежных Б.Н., Александров Ю.И. Характеристики ответов на тестовые задания психодиагностических методик и структура индивидуального опыта//Психологический журнал. 1996. Т.17. №4. С. 87.
60. Бойко Е.И. Время реакции человека. М.: Медицина. 1964. 440 с.
61. Бор Н. Атомная физика и человеческое познание. М.: Иностран. лит-ра, 1961.
62. Борбели А. Тайна сна. М.: Знание. 1989. 191 с.
63. Бринк Ф. мл. Возбуждение и его проведение по нейрону //Экспериментальная психология. Т.1. М.:Иностран. лит-ра, 1960. С. 93.
64. Брушлинский А. В. О природных предпосылках психического развития человека. М.: Знание, 1977.
65. Брушлинский А. В. Один из вариантов системного подхода в психологии мышления //Принцип системности в психологических исследованиях. М.: Наука,1990. С. 97.
66. Брушлинский А.В. Проблемы психологии субъекта. М.: Ин-т психол. РАН. М.: 1994.
67. Бурлакова Е.Б. Роль липидов синаптических мембран в передаче и хранении информации //Исследование памяти. М.: Наука, 1990. С. 146.
68. Василевский Н.Н. Саморегуляция функций и состояний. Л.: Наука, 1982. 157с.
69. Васильев И.А. Гуманитарная и естественнонаучная парадигмы в современных исследованиях эмоций //Психол. журн. 1992. Т. 13. № 6. С. 80.
70. Вейн А.М., Яхно Н.Н., Ротенберг В.С., Власов Н.А., Сумский Л.И. Сон //Успехи физиол.наук. 1971. Т.2. № 4. С. 24
71. Величковский Б.М. Современная когнитивная психология. М.: МГУ. 1982.
72. Вертгеймер М. О гештальттеории //Хрестоматия по истории психологии. М.: МГУ. 1980. С. 84.

73. Вопросы дифференциальной психофизиологии в связи с генетикой/ ПГПИ, Пермь, 1976.
74. *Выготский Л.С.* Сознание как проблема психологии поведения. Пол. собр. соч. Т. 1. М.: Педагогика. 1982. Т.I. С. 78.
75. *Гаврилов В. В.* Соотношение ЭЭГ и импульсной активности нейронов в поведении у кролика //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 33.
76. *Гартли Д.* Размышления о человеке, его долге и упованиях //Английские материалисты 18-го века. М.:АПН СССР. 1967. С. 193.
77. *Гарфильд П.* Управление сновидениями. М.: Беловодье. 1994. 185 с.
78. *Геллерштейн С. Г.* Психологический анализ трудовой деятельности в свете задач инженерной психологии //Проблемы инженерной психологии. Т.I.М.: Наука,1968. С. 156.
79. *Геодакян В.А.* Эволюционная логика функциональной асимметрии мозга //Докл. Акад. наук. 1992. Т.324. № .6. С. 1327.
80. *Гершуни Г.В.* Реакции на неосознаваемые раздражения при нарушениях деятельности органов чувств //Современные тенденции в нейрофизиологии. Л.: Наука, 1977. С. 68.
81. *Гибсон Дж.* Экологический подход к зрительному восприятию. М.: Прогресс. 1988.
82. *Гиппенрейтер Ю.Б.* Введение в общую психологию. М.: МГУ. 1988. Глезер В.Д. Зрение и мышление. Л.: Наука, 1985. 245 с.
83. *Голиков Ю.Я., Костин А.Н.* Психология автоматизации управления техникой. М.: Ин-т психологии РАН. 1996. 160 с.
84. *Голубева Э.А.* Индивидуальные особенности памяти человека (психофизиологическое исследование). М.: Педагогика. 1980.
85. *Голубева Э.А.* Способности и склонности. М.: Педагогика. 1989.
86. *Гольдбурт С.Н., Макаров П.О.* Измерение времени реакции на появление кратких сенсорных (слуховых) стимулов с целью измерения длительности ощущения //Докл. АН СССР. 1971. Т. 198. В.5. С. 1237.
87. *Гордеева Н.Д., Зинченко В.П.* Функциональная структура действия. М.: Наука,1982.
88. *Горкин А.Г.* Поведенческая специализация нейронов коры на разных этапах обучения //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука,1987. С. 73.
89. *Горкин А.Г., Шевченко Д.Г.* Стабильность поведенческой специализации нейронов //Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т.40. № 2. С. 291.

90. Горкин А.Г., Шевченко Д.Г. Различия в активности нейронов лимбической коры кроликов при разных стратегиях обучения //Журн. высш.нервн.деят. 1995. Т.45. Вып.1. С. 90.
91. Греченко Т.Н. Нейрофизиологические исследования памяти //М.: Наука, 1979. 166 с.
92. Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Нейрофизиология памяти и обучения // Руководство по физиологии (Механизмы памяти). Л.: Наука, 1986. 132с.
93. Гриндель О.М. Межцентральные отношения в коре большого мозга по показателям когерентности ЭЭГ при восстановлении сознания и речи после длительной комы //Журн. высш. нервн. деят. 1985. Т.35. № .2. С. 60.
94. Гринченко Ю.В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении //Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 19.
95. Гуревич К.М. Профессиональная пригодность и основные свойства нервной системы. М.: Наука, 1970. 271 С.
96. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. Концепция схемы тела и моторный контроль //Интеллектуальные процессы и их моделирование. Организация движений. М.: Наука, 1991. С. 59.
97. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. Лебедев М.А. Концепция схемы тела и моторный контроль. Схема тела в управлении позными автоматизмами //Интеллектуальные процессы и их моделирование. Пространственно-временная организация. М.: Наука, 1991. С. 24.
98. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. Система внутреннего представления и управление движениями //Вестник РАН. 1995. Т.65. № .1. С. 29.
99. Давыдовский И.В. Общая патология человека. М.: Медицина. 1969.
100. Данилова Н.Н. Реакция десинхронизации спайковой активности нейронов таламуса и закономерности ее угасания //Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса .М.: МГУ. 1970. 257 с.
101. Данилова Н.Н. Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М.:МГУ. 1985.287с.
102. Дикая Л.Г. Становление новой системы психической регуляции в экспериментальных условиях деятельности //Принцип системности в психологических исследованиях. М.: Наука, 1990. С. 103.
103. Дикая Л.Г., Семикин В.В., Щедров В.И. Исследование индивидуального стиля саморегуляции психофизиологического состояния //Психол. журн. 1994.Т.15. №6. С. 28.
104. Добронравова И.С. Динамика полушарных соотношений когерентности ЭЭГ человека в условиях комы и пограничных с ней форм нарушения сознания //Журн.высш.нерв.деят. 1992. Т.43. № .2. С. 286.

105. *Дришъ Г.* Витализмъ. Его история и система. М.: Наука, 1915.
106. *Дружинин В.Н.* Структура и логика психологического исследования. М.: Ин-т психологии РАН. 1993.
107. *Дудел Дж. и др.* Физиология человека. Т. 2. Физиология сенсорных систем. М.: Мир. 1985. 238 с.
108. *Думенко В.Н.* Современные представления об электроэнцефалограмме //Успехи физиол.наук. 1979. Т.10. С. 71.
109. *Дюсбери Д.* Поведение животных. М.: Мир. 1981. 479 с.
110. *Егоров А.С., Загрядский В.П.* Психофизиология умственного труда. Л.: Наука, 1973. -131 с.
111. *Егорова И.С.* Электроэнцефалография. М.: Медицина. 1973. 294 с.
112. *Забродин Ю.М., Лебедев А.Н.* Психофизиология и психофизика. М.: Наука, 1977. 288 с.
113. *Завалишина Д.Н., Барабаничиков В.А.* Детерминация и развитие психики //Принцип системности в психологических исследованиях. М.: Наука, 1990. С. 3.
114. *Зайченко М.И., Михайлова Н.Г., Райгородский Ю.В.* Реакции нейронов эмоциональных зон гипоталамуса при эмоциональных воздействиях разного знака //Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т.45. № 2. С. 367.
115. *Зараковский Г.М.* Психофизиологический анализ трудовой деятельности. М.: Наука, 1968. 114 с.
116. *Захаров И.С.* Оборонительное поведение виноградной улитки //Журн. высш. нервн. деят. 1992. Т.42. № 6. С. 1156.
117. *Зейгарник Б.В.* Патопсихология. М.: МГУ. 1986.
118. *Зинченко В.П., Моргунов Е.Б.* Человек развивающийся. Очерки российской психологии. М. Тривола. 1994.
119. *Зухарь А.В., Михайлова Н.Г., Ермакова И.В., Лосева Е.В.* Значение качества и вероятности подкрепления у животных с трансплантацией различных структур эмбриональной ткани //Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т.40. № 4. С. 779.
120. *Иваницкий А.М.* Мозговые механизмы оценки сигналов. М.: Медицина. 1976. 264 с.
121. *Иваницкий А.М.* Сознание и рефлекс //Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т.40. №6. С. 1058.
122. *Иваницкий А.М.* Синтез информации в ключевых отделах коры как основа субъективных переживаний //Журн.высш.нerv.деят. 1997. Т.47. № 2. С. 209.

123. *Иваницкий А.М., Ильюченко И.Р.* Картирование биопотенциалов мозга при решении вербальной задачи //Журн. высш. нервн. деят. 1992. Т.42. № 4. С. 625.
124. *Иваницкий А.М., Матвеева Л.В.* Взаимоотношения между параметрами вызванного потенциала и структурой сенсорно-перцептивного процесса //Физиология человека, 1976. Т.2. С. 386.
125. *Иваницкий А.М., Подклетнова И.М., Таратынова Г.В.* Исследование динамики внутрикоркового взаимодействия в процессе мыслительной деятельности //Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т.40. № 2. С. 230.
126. *Иваницкий А.М., Стрелец В. Б.* Вызванный потенциал и психофизические характеристики восприятия //Журн. высш. нервн. деят. 1976. Т.24. № 4. С. 793.
127. *Иваницкий А.М., Стрелец В.Б.* Функциональные связи различных отделов коры больших полушарий при восприятии внешнего раздражителя //Журн. высш. нервн. деят. 1979. Т.29. № 5. С. 1071.
128. *Иваницкий А.М., Стрелец В.Б., Корсаков И.А.* Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М.: Наука, 1984. 200 с.
129. *Иванова М.П.* Корковые механизмы произвольных движений у человека. М.: Наука, 1991.
130. *Илюхина В.А.* Медленные биоэлектрические процессы головного мозга человека. Л.: Наука, 1977. 180 с.
131. *Индивидуально-психологические различия и биоэлектрическая активность мозга человека.* М.: Наука, 1988.
132. *Кадыров Б. Р.* Уровень активации и некоторые динамические характеристики психической активности //Вопросы психологии. 1976. № 4. С. 133.
133. *Кануников И.Е.* Условная негативная волна (С № V) как электрофизиологический показатель психической деятельности. Сообщение 1: Феноменология CNV. Сообщение 2: Психофизиологическая значимость и нейрогенез CNV //Физиология человека. 1980. Т.6. № . 3. С.505.
134. *Кейдель В.* Физиология органов чувств. М.: Медицина. 1975. 216 с.
135. *Клайн М.* Математика. Утрата определенности. М. Мир. 1994.
136. *Климов Е.А.* Индивидуальный стиль деятельности/КГУ, Казань, 1969. 278 с.
137. *Ковальзон В.М.* Парадоксы парадоксального сна//Природа. 1982. № .8. С. 74
138. *Коган А.Б.* Электрофизиология. М.: Выс. школа, 1969. 365 с.
139. *Коган А.Б.* Электрические проявления деятельности коры головного мозга //Частная физиология нервной системы. Л.: Наука, 1983. С.605.

140. *Когхилл Дж.Э.* Анатомия и проблема поведения. Эмбриология против рефлексологии. М.–Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры. 1934.
141. *Конев А.Д., Сеницын Е.С., Ким В.В.* Информационная теория эмоций в эвристическом обучении //Журн. высш. нервн. деят. 1987. Т.37. № 5. С. 875.
142. *Конорски Ю.* Интегративная деятельность мозга. М.: Мир. 1970. 412 с.
143. *Косилов С.А.* Психофизиологические основы научной организации производительности труда. М.: Экономика. 1979. 175 с.
144. *Костандов Э.А.* Восприятие и эмоции. М.: Медицина. 1977. 247 с.
145. *Костандов Э.А.* Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. М.: Наука, 1983. 170 с.
146. *Костандов Э.А.* Зависимость неосознаваемого восприятия от доминирующей мотивации и эмоции //Вестник Санкт-Петербургского университета. 1994. Сер. 3. Биология. № 2. С. 103.
147. *Костюк П.Г., Дорошенко П.А., Мартынюк А.Е.* Исследование метаболической зависимости активности кальциевых каналов соматической мембраны нервной клетки //Биологические мембраны. 1984. Т.1. №.1.С. 18.
148. *Костюк П.Г., Крышталь О.А.* Механизмы электрической возбудимости нервной клетки. М.: Наука, 1981. 207 с.
149. *Котик М.А., Емельянов А.М.* Ошибки управления.Таллин: Валгус. 1985.
150. *Котляр Б.И.* Нейробиологические основы обучения. М.: Наука, 1989. 240 с.
151. *Коуэн У.* Развитие мозга //Мозг. М.: Мир. 1982. С. 113.
152. *Крепс Е.М., Ашмарин И.П.* Липиды мембраны как информационные молекулы//Нейрохимия. 1982. Т.1. № 1. С. 11.
153. *Кругликов Р.И.* Нейрохимические механизмы обучения и памяти. М.: Наука,1981. 211 с.
154. *Кругликов Р.И.* Условный рефлекс как инструмент исследования роли и механизмов участия головного мозга в построении поведения // Физиол. журн. им. И.М.Сеченова. 1993. Т. 79. № 5. С. 47.
155. *Кругликов Р. И.* Взаимодействие нейрохимических систем мозга в процессах обучения и памяти //Успехи физиол. наук. 1994. Т.25. № 3. С. 61.
156. *Крушинский Л.В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М.: МГУ. 1977; 1986.272с.
157. *Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс. 1975.
158. *Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М.: Мир, 1980, 598 с.

159. Кэндел Э.З., Хокинс Р.Д. Биологические основы обучения и индивидуальности. //В мире науки. 1992. № 11–12. С. 43.
160. Латаш Л. П. Уменьшение времени дельта-сна при нервнопсихических заболеваниях. (К вопросу о психической функции сна) //Сон как фактор регуляции функционального состояния организма. Л.: Изд-во. АН СССР. 1985. С. 113.
161. Лебедев А.Н. Математическая модель восприятия и запоминания зрительной информации человеком //Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 381.
162. Лебедев А.Н. Единицы памяти и связанные с ними особенности речи //Психологические и психофизиологические исследования речи. М.: Наука, 1985. С. 26.
163. Лебедев А.Н. Симпозиум памяти Э.Г. Вебера //Журн. высш. нерв. деят. 1995. Т. 45. Вып. 5. С. 1068.
164. Лебедев А.Н., Кондратьева О.Ж., Ренгевич Т.А. Скорость поиска сигналов в поле зрения человека и в его кратковременной памяти // Психофизиологические закономерности восприятия и памяти. М.: Ин-т психологии РАН. 1985. С. 214.
165. Лебедев А.Н., Нилова Л.Я. Михаил Николаевич Ливанов. М.: Наука, 1983. 62 с.
166. Лебедев В.И. Этапы психической адаптации в измененных условиях существования //Вопросы психол. 1980. № 4. С. 50.
167. Левин К. Топология и теория поля: Хрестоматия по истории психологии. М. МГУ. 1980. С. 122.
168. Леонова А. Б. Психодиагностика функциональных состояний человека. М.: МГУ. 1994. 200с.
169. Леонтьев А.Н. Деятельность. Сознание. Личность. М.: Политиздат. 1975. 303с.
170. Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. М.: МГУ. 1981. 583 с.
171. Леттвин Дж., Матурана У., Мак-Калок У., Питтс У. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки? //Электроника и кибернетика в биологии и медицине. М. 1963. С. 211. (цит. по: Швырков 1978)
172. Леттвин Дж., Матурана Х., Питтс У., Мак-Каллох У. Два замечания по поводу зрительной системы лягушки //Теория связи в сенсорных системах. М.: Мир. 1964. С. 416.
173. Лешли К.С. Мозг и интеллект. М.: Огиз-Соцэкгиз. 1933. 222 с.
174. Ливанов М.Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М.: Наука, 1972. 181с.
175. Ливанов М.Н. Избранные труды. М.: Наука, 1989. 400 с.

176. *Ливанов М.Н., Хризман Т.П.* Пространственно-временная организация биопотенциалов мозга человека //Естественнонаучные основы психологии. М.: Педагогика. 1978. С. 206.
177. *Ломов Б.Ф.* Методологические и теоретические проблемы психологии. М.: Наука, 1984. 444 с.
178. *Ломов Б.Ф.* О системной детерминации психических явлений и поведения //Принцип системности в психологических исследованиях. М.: Наука, 1990. С. 10.
179. *Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии. М.: МГУ. 1973., М.: Наука, 1975. 374с.
180. *Лурия А.Р.* Диагностика следов аффекта //Психология эмоций. Тексты. М.: МГУ. 1984. С. 228.
181. *Майзель Н.И., Небылицин В.Д., Теплов Б.М.* Психологические вопросы отбора//Инженерная психология. М.: МГУ. 1964. С. 381.
182. *Максимова Н.Е.* Мозговые потенциалы человека как корреляты системных процессов целостного поведенческого акта //Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982. С. 154.
183. *Максимова Н.Е., Александров И.О.* Типология медленных потенциалов мозга, нейрональная активность и динамика системной организации поведения //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 44.
184. *Максимова О.А., Балабан П.М.* Нейронные механизмы пластичности поведения. М.: Наука, 1983. 126 с.
185. *Маликова А.К., Мац В.Н.* Спектрально-корреляционные характеристики электрической активности мозга кролика при жажде //Журн. высш. нервн. деят. 1991. Т.41. С. 348.
186. *Маркина А.В., Мальцева И.В., Лебедев А. Н.* Связь параметров альфа-ритма с объемом кратковременной памяти //Психологический журнал. 1995. Т.16. №2. С. 128.
187. *Матурана У.* Биология познания //Язык и интеллект. М.: Прогресс. 1996. С. 95.
188. *Маунткасл В.* Организующий принцип функции мозга – элементарный модуль и распределенная система //Эделмен Дж., Маунткасл В. Разумный мозг. Кортикальная организация и селекция групп в теории высших функций головного мозга. М.: Мир. 1981. С. 15.
189. *Мерлин В.С.* Проблемы интегрального исследования индивидуальности /ПГПИ, Пермь, 1977.
190. *Мерлин В.С.* Проблемы интегрального исследования индивидуальности /ПГПИ, Пермь, 1978.
191. *Мерлин В.С.* Очерк интегрального исследования индивидуальности. М.: Педагогика. 1986. 256 с.

192. Методы и критерии оценки функционального комфорта 1978.
193. Методы исследования в психофизиологии. Изд-во С. -Пб. ун-та. 1994.
194. Милнер П. Физиологическая психология. М.: Мир. 1973. 647 с.
195. Михайлова Е.С., Давыдов Д.В., Моргункова А. Н. Межполушарная асимметрия зрительных вызванных потенциалов при опознании эмоциональной лицевой экспрессии //Физиол. человека. 1996. Т. 22. № . 5. С. 92.
196. Моисеева Н.И. Формирование цикла сон-бодрствование как эволюция биологической регуляции //Сон как фактор регуляции функционального состояния организма. Л.: Изд-во АН СССР. 1985. С. 5.
197. Мордвинов Е.Ф. Электрофизиологический анализ отсроченного поведения. Л.: Наука, 1982. 184 с.
198. Московичи С. Социальные представления: исторический взгляд //Психол. журн. 1995. Т. 16. № . 2. С. 3.
199. Мухаметов Л.М. Сравнительно-физиологическое исследование сна морских млекопитающих //Сон как фактор регуляции функционального состояния организма. Л.: Изд. АН СССР. 1985. С. 59.
200. Мышкин И.Ю., Майоров В.В. Корреляционная размерность и ее связь с объемом кратковременной памяти //Психологический журнал. 1993. Т. 14. № 2. С. 62.
201. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: МГУ. 1997. 559 с.
202. Наатанен Р., Алхо К., Паавилайнен П., Рейникайнен К., Самс М. Связанные с событиями слуховые потенциалы при различении стимула //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 105.
203. Наенко Н.И. Психическая напряженность. М.: МГУ. 1976. 105 с.
204. Найссер У. Познание и реальность. М.: Прогресс. 1981.
205. Нарбутович И.О., Подкопаев Н.А. Условный рефлекс как ассоциация //Тр. физиол. лабор. И. П. Павлова. 1936. Т.4. вып.2.
206. Наута У., Фейртаг М. Организация мозга //Мозг. М.: Мир. 1982. С. 83.
207. Небылицын В.Д. Психофизиологические исследования индивидуальных различий. М.: Наука, 1976. 336 с.
208. Небылицын В.Д. Избранные психологические труды. М.: Педагогика. 1990.
209. Николаев А.Р., Анохин А.П., Иваницкий Г.А. и др. Спектральные перестройки ЭЭГ и организация корковых связей при пространственном и вербальном мышлении //Журн.высш.нерв.деят. 1996. Т. 46. № 5.С. 831.

210. *Новикова Л.А.* Влияние нарушений зрения и слуха на функциональное состояние мозга. М.: Просвещение. 1966. 319 с.
211. *Новикова Л.А.* Электроэнцефалография и ее использование для изучения функционального состояния мозга. //Естественнонаучные основы психологии. М.: Педагогика. 1978. С. 155.
212. *Окс Дж.* Основы нейрофизиологии. М.: Мир. 1974.
213. *Ольшанникова А.Е., Рабинович, Л.А.* Опыт исследования некоторых индивидуальных характеристик эмоциональности //Вопросы психологии. 1974. № 3. С. 65.
214. *Павлов И.П.* Избранные произведения. М.: Изд-во АН СССР. 1949.
215. *Павлов И.П.* Объективное изучение высшей нервной деятельности животных //Полное собрание сочинений. Т. III. Кн. первая. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1951. 236 с.
216. *Павлова И.В.* Импульсация отдельных нейронов коры головного мозга кролика при естественной пищевой мотивации //Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. № 6. С. 1202.
217. *Павлова И.В., Волков И.В., Мац В.Н.* Влияние стимуляции медиального гипоталамуса на взаимодействие нейронов неокортекса кроликов //Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. № 2. С. 335.
218. *Павлова И.В., Мац В.Н.* Функциональная асимметрия латерального гипоталамуса кролика при пищевой мотивации //Журн. высш. нервн. деят. 1996. Т. 46. № 4. С. 740.
219. *Павлыгина Р.А., Любимова Ю.В.* Спектральные характеристики электрической активности мозга кролика при состоянии голода //Журн. высш. нервн. деят. 1994. Т. 44. № 1. С. 57.
220. *Пайяр Ж.* Применение физиологических показателей в психологии // Экспериментальная психология. М.: Прогресс. 1970. С. 9.
221. *Пашина А.Х., Швырков В.Б.* О сокращении времени реакции при обучении //Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978. С. 347.
222. *Пейсмекерный потенциал нейрона.* Тбилиси: Мецниереба. 1975. 215 с.
223. *Пиаже Ж.* Теория Пиаже //История зарубежной психологии. М.: МГУ. 1986.
224. *Пигарева З.Д.* Развитие нейронов мозга млекопитающих в аспекте их функционально обусловленной биохимической гетерогенности // Нейронные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, 1979. С. 227.
225. *Пигарева М.Л.* Экспериментальная нейропсихология эмоций. Дисс. док. биол. наук. М.: Инст. высш. нервн. деят. нейрофизиол. 1983.
226. *Платонов К.К.* Вопросы психологии труда. М.: Наука, 1982. 264 с.

227. Пономарев Я.А. Психология творчества. М.: Наука, 1976.
228. Прайор К. Несущие ветер. М.: Мир. 1981. 304 с.
229. Практикум по основам физиологии труда. М.: МГУ. 1988. 132 с.
230. Пригожий И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М.: Прогресс, 1986.
231. Проблемы дифференциальной психофизиологии. М.: Педагогика, 1972. Т. 7.
232. Проблемы дифференциальной психофизиологии. М.: Наука, 1974. Т. 8.
233. Проблемы дифференциальной психофизиологии. М.: Педагогика, 1977. Т. 9.
234. Проблемы дифференциальной психофизиологии. М.: Педагогика, 1981. Т. 10.
235. Проблемы системного исследования состояния напряженности человека//Сер. 32. Эргономика. М.: Труды ВНИИТЭ. 1986. 110 с.
236. Психологические проблемы деятельности в особых условиях. М.: Наука, 1985. 231 с.
237. Психология и психофизиология индивидуальных различий в активности и саморегуляции поведения человека. Свердловск: Свердл. Госпединститут. 1985.
238. Психология и психофизиология индивидуальных различий в активности и саморегуляции поведения человека. Свердл, госпединститут. Свердловск.1986.
239. Психофизиологические закономерности восприятия и памяти. М.: Наука, 1985.221с.
240. Психофизиологические исследования интеллектуальной саморегуляции и активности. М.: Наука, 1980
241. Рабинович М.Я. Замыкательная функция мозга. М.: Медицина. 1975. 248 с.
242. Раева С. Н. Микроэлектродные исследования активности нейронов головного мозга человека. М.: Наука,1977.208 с.
243. Рибо Т. Психология чувств. С. Пб. Изд-во Ф. Павленкова. 1898.
244. Роговин М.С. Структурно-уровневые теории в психологии / ЯГУ. Ярославль. 1977.
245. Рожанский Н.А. Материалы к физиологии сна. М.: Медгиз.1954. 127 с.
246. Роль среды и наследственности в формировании индивидуальности человека.М.: Педагогика. 1988.
247. Ротенберг В.С. Сновидения //БМЭ. 1984. Т. 23. С. 1372

248. *Ротенберг В.С., Аршавский В.В.* Поисковая активность и адаптация. М.: Наука, 1984. 192 с.
249. *Роуз С.* Устройство памяти от молекул к сознанию. М.: Мир. 1995.
250. *Рубахин В.Ф.* Психологические основы переработки первичной информации. Л.: Наука, 1974. 296 с.
251. *Рубинштейн С.Л.* Основы общей психологии. М.: Учпедгиз. 1946.
252. *Рубинштейн С.Л.* Проблемы общей психологии. М.: Педагогика. 1973.
253. *Рубинштейн С.Л.* Основы психологии. М. Педагогика. Т. II. 1989.
254. *Руденко Л.П., Дьякова С. Д.* Связь типологической принадлежности собак с особенностями их поведения при вариациях между вероятностью и ценностью подкрепления //Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т.43. № 3. С. 530.
255. *Русалов В.М.* Биологические основы индивидуально-психологических различий. М.: Наука, 1979. 352 с.
256. *Русалов В.М.* Предметный и коммуникативный аспекты темперамента человека //Психологический журнал. 1989. Т. I 0. С. 10.
257. *Русалов В.М.* Некоторые положения специальной теории индивидуальности человека //Принцип системности в психологических исследованиях. М.: Наука, 1990а. С. 165.
258. *Русалов В.М.* Опросник структуры темперамента. М.: Ин-т психологии АН СССР. 1990б.
259. *Русалов В.М., Бодунов М.В.* О факторной структуре интегральных электроэнцефалографических параметров человека //Психофизиологические исследования интеллектуальной саморегуляции и активности М.: Наука, 1980. С. 94.
260. *Русинов В.С., Доминанта.* Электрофизиологические исследования. М.: Медицина. 1969. 231 с.
261. *Рутман Э.М.* Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М.: Наука, 1979.
262. *Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986, 404с.
263. *Салганик Р.И., Шумская И.А., Томсонс В.П.* Вероятная роль обратной транскрипции в нейронной памяти //Доклады Академии наук. 1981. Т. 256. № 5. С. 1269.
264. *Сахаров Д.А.* Долгий путь улитки //Журн. высш. нервн. деят. 1992. Т. 42. № . 3. С. 1059.
265. *Свергун О.Ю., Генкина О.А.* Зависимость динамики угашения временной связи от осознаваемости подкрепляющего стимула//Журн. высш. нервн. деят. 1991. Т.41. № 4. С. 700.

266. *Сергин В.Я.* Сознание как система внутреннего видения //Журн. высш. нерв. деят. 1994. Т.44. № 4-5. С. 627.
267. *Сидорова О.А., Костюнина М.Б.* Участие корковых зон мозга в процессах восприятия и воспроизведение эмоциональных состояний человека //Журн. высш. нервн. деят. 1991. Т.41. № 6. С. 1094.
268. *Симонов П.В.* Выс. нервная деятельность человека. М.: Наука, 1975.
269. *Симонов П.В.* Условные реакции эмоционального резонанса у крыс / /Нейрофизиологический подход к анализу внутривидового поведения. М.: Наука, 1976. С. 6.
270. *Симонов П.В.* Память, эмоции и доминанта //Гагрские беседы. Т. 7. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси: Мецниереба. 1979. 358 с.
271. *Симонов П.В.* Тета-ритм и механизм квантования извлекаемых из памяти энграмм. //Память и следовые процессы. Тезисы докл. 4-й Всесоюзн. конференц. Пушино, 1979. С. 77.
272. *Симонов П.В.* Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981.
273. *Симонов П.В.* Темперамент, характер, личность. М.: Наука, 1984. ,
274. *Симонов П.В.* Мотивированный мозг. М.: Наука, 1987.
275. *Симонов П.В.* Созидающий мозг. Нейробиологические основы творчества. М.: Наука, 1993. 111с.
276. *Симонов П.В.* Сознание и мозг//Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. № 1. С. 211.
277. *Соколов Е.Н.* Нейрональные механизмы ориентировочного поведения. Нейрофизиологические механизмы внимания. М.: МГУ. 1979.
278. *Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М.: МГУ. 1958. 332 с.
279. *Соколов Е.Н.* Нейронные механизмы памяти и обучения. М.: МГУ. 1981. 140 с.
280. *Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии / /Вест. Моск. ун-та. Сер 14. Психофизиология. 1995. № 4. С. 3.
281. *Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г.* Нейроинтеллект. От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989. 237 с.
282. *Соколов Е.Н., Тер-Маргарян А.* Долгосрочное синаптическое привыкание в нейронах ЛПаЗ и ППаЗ виноградной улитки //Журн. высш. нервн. деят. 1984. Т. 36. № 5. С. 985.
283. *Соколова Л.В.* Развитие учения о мозге и поведении. СПб. 1995.

284. *Сомьен Дж.* Кодирование сенсорной информации в нервной системе. М.: Мир. 1975. 415с.
285. *Спенсер Г.* Основания психологии. С.-Пб. Изд-во Сытина. 1897.
286. *Сперри Р.У.* Перспективы менталистской революции. Возникновение нового научного мировоззрения //Мозг и разум. М.: Наука, 1994. С. 20.
287. *Суворов Н.Ф., Таиров О.П.* Психофизиологические механизмы избирательного внимания. Л.: Наука, 1985. 287 с.
288. *Суворова В.В.* Психофизиология стресса. М.: Педагогика. 1975. 208 с.
289. *Судаков К. В.* Системогенез поведенческого акта //Механизмы деятельности мозга. М.: Госнаучтехиздат. 1979. С. 88.
290. *Судаков К.В.* Теория функциональных систем. М. РАН. 1996.
291. *Сулимов А.В.* Спектральный анализ ЭЭГ при доминанте голода у человека//Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. № 6. С. 1095.
292. *Тамар Г.* Основы сенсорной физиологии. М.: Мир. 1976. 520 с.
293. *Теплов Б.М.* Проблемы индивидуальных различий. М.: Наука, 1961. 535с.
294. *Труш В.Д., Кориневский А.В .* ЭВМ в нейрофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1978. 238 с.
295. *Узнадзе Д.Н.* Экспериментальные основы психологии установки //Экспериментальные исследования по психологии установки. Тбилиси.: Изд-во АН ГССР. 1958. С. 5.
296. *Уинсон Дж.* Смысл сновидений //В мире науки. 1991. № 1. С. 36.
297. *Умрихин В.В.* Развитие советской школы дифференциальной психофизиологии. М.: Наука, 1987.
298. *Уорден Ф.Дж.* Внимание и электрофизиология слуха //Нейрофизиологические механизмы внимания. М.: МГУ. 1979. С. 74.
299. *Уотсон Дж. Б.* Психология с точки зрения бихевиориста //Хрестоматия по истории психологии. М. МГУ. 1980. С. 17.
300. *Ухтомский А.А.* Очерки физиологии нервной системы //Собр. соч. Л.: Изд-во АН СССР. 1954. Т.4.
301. *Ухтомский А.А.* Что такое память //Собрание сочинений. Л.: ЛГУ. 1962. 128 с.
302. *Ухтомский А.А.* Доминанта. М.: Наука, 1966. 273 с.
303. *Ухтомский А.А.* Избранные труды. Л.: Наука, 1978.

- 304. *Фабри К.Э.* Основы зоопсихологии. М.: МГУ, 1993. 336 с.
- 305. *Фейерабенд П.* Избранные труды по методологии науки. М.: Прогресс. 1986
- 306. Физиология зрения. М.: Наука, 1992. 704 с.
- 307. Физиология сенсорных систем. 4.1. Физиология зрения. Л.: Наука, 1971. 416 с.
- 308. Физиология сенсорных систем. 4.2. Л.: Наука, 1972. 702 с.
- 309. Физиология сенсорных систем. 4.3. Физиология механо-рецепторов. Л.: Наука, 1975. 559с.
- 310. Физиология человека. 1996. М.: Мир. Т.I
- 311. *Фрейд З.* Введение в психоанализ. Лекции. М.: Наука, 1989. 455 с.
- 312. *Фролов М.В.* Контроль функционального состояния человека-оператора. М.: Наука, 1987. С. 208.
- 313. *Фролов М.В., Кориневская И.В., Потулова Л.А.* Анализ депрессивных состояний с помощью временных характеристик речи //Физиол.человека. 1994. Т. 20. № . 6. С. 53.
- 314. *Хайнд Р.* Поведение животных. М.: Мир. 1975. 855 с.
- 315. *Хари Р., Каукоранта К.* Нейромагнитная регистрация как метод в психофизиологии //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 211.
- 316. *Хаятин С. Н., Дмитриева Л.П.* Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука, 1991.
- 317. *Ходоров Б.И.* Физиология возбудимых мембран. М.: Наука, 1974. 406 с.
- 318. *Холодный Ю.И., Савельев Ю.И.* Проблема использования испытаний на полиграфе: приглашение к дискуссии //Психол. журн. Т. 17. № 3. 1996. С. 53.
- 319. Хрестоматия по вниманию/ Под ред. А.Н. Леонтьева и др. М.: МГУ. 1976.
- 320. *Хьюбел Д.* Глаз, мозг, зрение. М.: Мир. 1990. 239 с.
- 321. *Хэссет Дж.* Введение в психофизиологию. М.: Мир. 1981. 246 с.
- 322. *Цитоловский Л.Е.* Интегративная деятельность нервных клеток при записи следа памяти //Успехи физиол. наук. 1986. Т. 17. № 2. С. 83.
- 323. *Черниговский В.Н.* Интерорецепция. М.: Медгиз. 1960. 659 с.
- 324. *Черняк В.С.* Природа научного факта //Природа. 1986. № 3. С. 83.
- 325. *Шагас Ч.* Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. М.: Мир. 1975.

326. *Шадриков В.Д.* Проблемы системогенеза профессиональной деятельности. М.: Наука, 1982.
327. *Шапкин С. А., Дикая Л.Г.* Деятельность в особых условиях: компонентный анализ структуры и стратегий адаптации //Психол. журн. Т. 17. № 1. 1996. С. 19.
328. *Швырков В. Б.* Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта //Механизмы системной деятельности мозга. Горький. 1978. С. 147.
329. *Швырков В. Б.* Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978. 240 с.
330. *Швырков В.Б.* Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения//Психол. журн. 1985. Т.6 №.3 С. 22–37.
331. *Швырков В.Б.* Структура субъективного мира животных и человека: сходства и отличия //Принципы и механизмы деятельности мозга человека. Тезисы докладов. Л.: Наука, 1985. С. 113.
332. *Швырков В.Б.* Что такое нейрональная активность и ЭЭГ с позиций системно-эволюционного подхода //ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 5.
333. *Швырков В.Б.* Психофизиология //Тенденции развития психологической науки. М. Наука, 1989. С. 181.
334. *Швырков В.Б.* Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Ин-т психологии РАН. 1995. 162 с.
335. *Швырков В.Б., Александров Ю.И.* Обработка информации, поведенческий акт и корковые нейроны //Доклады АН СССР. 1973. Т. 212 № 4. С. 1021.
336. *Швыркова Н.А.* Анализ импульсной активности нейронов при пищевом и оборонительном поведении кроликов //Системный анализ механизмов поведения. М. Медицина. 1979. С. 319.
337. *Швыркова Н.А.* Активность нейронов сенсомоторной коры мозга кроликов в зоосоциальном поведении //Журн. высш. нервн. деят. 1990 Т. 40. Вып. 1С. 52-58.
338. *Шевченко Д.Г.* Нейрофизиологические механизмы сна //Успехи физиол. наук. 1971. Т. 2. № .4. С. 73
339. *Шевченко Д.Г., Александров Ю.И., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Гринченко Ю.В.* Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении //Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 25
340. *Шерстнев В.В., Никитин В.П., Рылов А.Л.* Молекулярные механизмы интегративной деятельности нейронов //Функциональные системы организма. М.: Медицина. 1987. С. 319.

341. Шулейкина К.В., Хаяутин С. Н. Развитие теории системогенеза на современном этапе //Журн. высш. нервн. деят. 1989. № 1. С. 3.
342. Эделмен Дж. Селекция групп и фазная повторная сигнализация: теория высших функций головного мозга //Разумный мозг. М.: Мир. 1981. С. 68.
343. Экспериментальная психология. Т.1. М.: ИЛ. 1960
344. Экспериментальная психология. Т.2. М.: ИЛ. 1963. 1040 с.
345. Экспериментальная психология. Вып.4. М.: Прогресс. 1973. 344 с.
346. Эрнандец-Пеон Р. Нейрофизиологические аспекты внимания // Нейрофизиологические механизмы внимания. М.: МГУ. 1979. С. 50.
347. Юнг К.Г. Психологические типы. М.: Алфавит. 1992. 105 с.
348. Юсевич Ю.С. Электромиография в клинике нервных болезней. М.: Медгиз. 1958. 127с.
349. Ярошевский М.Г. Наука о поведении: русский путь. Ин-т практической психологии. Воронеж. 1996.
350. Alexandrov Yu.I. Levels of consciousness related with the dynamics of behavior:humans and animals //Toward a science of consciousness, 1996. "Tucson II". Arizona. The Univ. Arizona. 1996. P. 106.
351. Adolphs R., Pranel D., Damasio H., Damasio A. Fear and the human amygdala//Neurosci. 1995. V. 15. № 9. P. 5879.
352. Aleksandrov I.O., Maksimova N.E. P300 and psychophysiological analysis of the structure of behavior //Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. 1985. V. 61. P. 548.
353. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Jarvilehto T. Change in the pattern of behavioral specialization of neurons in the motor cortex of the rabbit following lesion of the visual cortex //Acta Physiol. Scand. 1990. V. 139. P.371.
354. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V. N., Acute effects of alcohol on unit activity in the motor cortex of freely moving rabbits: Comparison with the limbic cortex //Acta Physiol. Scand. 1991.V. 142. P. 429.
355. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V. N., Korpusova A.V. Effect of ethanol on hippocampal neurons depends on their behavioral specialization//Acta Physiol. Scand. 1993. V. 149. P. 105.
356. Alexandrov Yu.I., Jarvilehto T. Activity versus reactivity in psychology and neurophysiology //Ecological Psychology. 1993, V. 5. P. 85.
357. Alving B.O. Spontaneous activity in isolated somata of Aplysia pacemaker neurones//J.Gen.Physiol. 1968. V. 51. P. 29.

358. *Andersen P., Anderson S.A.* //Physiological basis of the alpha rhythm. N.Y. 1968.
359. *Arvanitaki A., Chalazonitis N.* Potentials d'activite du soma neuronique giant (Aplysia) //Arch.Sci.Physiol. 1955. V. 9. P. 115.
360. *Aserinsky E., Kleitman N.* Regularly occuring periods of eye motility and concomitant phenomena during sleep //Science. 1953. V. 118. P. 273.
361. *Atkinson R.C., Herrmann, D.J., Wescourt K.T.* Search process in recognition memory //Theories in cognitive Psychology. New Jers.: Eribaum Associates. 1974. P. 101.
362. *Baars B.* Cognitive theory of consciousness. N.Y.: Cambridge University Press. 1993.424 p.
363. *Bartlett F.* Remembering. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1932.
364. *Bartus R.T., Dean R.L., Beer B., Lippa A.S.* The cholinergic Hypothesis of geriatric memory disfunction //Science. 1982. V. 217. P. 408.
365. *Baylis G.C., Rolls E.T., Leonard C.M.* Selectivity between faces in the responses of a population of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey //Brain Research 1985 V. 342 P. 91–102.
366. *Belardetti F., Schacher S., Kandel E.R., Seigelbaum F.A.* The growth cones of Aplysia sensory neurons: modulation by serotonin of action potential duration and single potassium channel currents //Proc.Natl.Acad. Sci.USA. 1986. V. 86. P. 7094.
367. *Beritashvili I.S.* Vertebrate memory. Characteristics and origin. New York. Plenum. 1971. 143 c.
368. *Bernstein A.S.* The orienting response as novelty and significance detector: Reply to O'Gorman //Psychophysiology. 1979. V. 16. P. 263.
369. *Bernstein F.S.* To what does the orienting response respond? //Psychophysiology. 1969. V. 6. P. 338.
370. *Bezdeneshnykh B.N.* Practice-dependent changes in sequential effects on the P-3 in a quick go / delay go task. //8th World Congress of IOP. (Programm & Abstracts). Tampere, Finland, 1996. P. 113.
371. Biological bases of individual differences. New York: Academic Press. 1972.
372. *Bizzi E., Kalil R.E., Morasso P., Tagliasco V.* Central programming and peripheral feedback during eye-head coordination in monkeys.//Bibl.ophtal., 1972. V. 82. P. 220.
373. *Bliss T.V. P., Douglas R.M., Errington M.L. & Lynch M.A.* Correlation between long-term potentiation and release of endogenous amino acids from dentate gyres of anaesthetised rats //Journ. Physiol. 1986. V. 377. P.391.
374. *Blomberg C.* The physicist's road to theoretical biology and mind-matter problem //Journ.Theoretical Biology. 1994. V. 171. No.1. P. 41.

375. *Blumenthal A.L.* The process of cognition. Prentice Hall. N.J: Engelwood Cliffs. 1977.
376. Bonnet C. How to bridge the gap between magnitude estimation and reaction time //Fechner Day 90. Proc. Sixth Annual Meeting Intern. Society for Psychophysics Wuerzburg: Inst. fuer Psychologie. 1990. P. 37.
377. *Bonnet M.H., Arand D.L.* We are Chronically Sleep Deprived //Sleep. 1995. V.18.N.10.P.908
378. *Bouyer J.J., Montaron M.F., Rouguy F.* Fast fronto-parietal rhythms during combined focussed attentive behaviour and immobility in the cat: cortical and thalamic localizations //Journ. EEG. din. Neurophysiol. 1981. V. 51. P. 244.
379. *Bradley P. M., Burns B.D., King T.M., Webb A.C.* Electrophysiological correlates of prior training: an in vitro study of an area of the avian brain which is essential for early learning //Brain Res. 1996. V. 708. P. 100.
380. *Brazier M.A.B.* Pioneers in the discovery of evoked potentials // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 1984. V. 59. P. 2-8.
381. *Broadbent D.E.* Perception and Communication. Pergamon Press. London, 1958.
382. *Brunia C.H.M., Mulder G., and Verbaten M.N.* Event-Related Brain Research. Amsterdam: Elsevier. 1991.
383. *Bullock T.H.* Comparative neuroscience holds promise for quiet revolutions //Science. 1984. V. 225. P. 473.
384. *Bunge M.* The metaphysics, epistemology and methodology of levels // Hierarchical structures. N.Y: Elsevier. 1969. P. 17.
385. *Bunge M.* What kind of discipline is psychology: autonomous or dependent, humanistic or scientific, biological or sociological //New ideas in psychology. 1990. V. 8. P. 121.
386. *Burns L.H., Annet L., Kelly A.* Effects of lesions of amygdala, ventral subiculum, medial prefrontal cortex and nucleus accumbens on the reaction to novelty: implication for limbic-striatal interactions //Behav. Neurosci. 1996. V. 110. N1.P.60.
387. *Cartwright R.G., Monroe L.J., Palmer C.* Individual differences in response to REM deprivation //Arch. gen. Psychiatr. 1967. V. 16. P. 297.
388. *Caulier I.J., Kulics A.T.* The neural basis of the behaviorally relevant N1 component of the somatosensory-evoked potential in SI cortex of awake monkeys: evidence that backward cortical projections signal touch sensation //Exp. Brain Res. 1991. V. 724. P. 607.
389. *Cavanagh J.P.* Relation between the immediate memory span and the memory search rate //Psychol. Rev. 1972. V. 79. P. 525.
390. *Chalmers D.J.* The puzzle of conscious experience //Scientific Amer. 1995. V. 273. P. 62.

391. *Changeux J.-P., Heidmann T., Patte P.* Learning by selection //The biology of learning. Springer-Verlag. 1984. P. 115.
392. *Chartian G.E., Lettich E., Nelson P. L.* Ten percent electrode system for topographic studies of spontaneous and evoked EEG activities //American Journ. of EEG Technology. 1985. V. 25. P. 83.
393. *Chen C.F., Baumgarten R.I. von, Takeda R.* Pacemaker properties of completely isolated neurons in Aplysia //Nature. 1971. V. 233. P. 27.
394. *Churchland P. S.* Neurophilosophy. Toward a unified science of the mind-brain. London'. A Bradford Book. 1986.
395. *Cloninger C.R.* Temperament and personality //Current Opinion in Neurobiology. 1994. V. 4. № 2. P. 266.
396. *Coleman-Mesches K., Me Gaugh J.* Differential involvement of the right and left amygdalae in expression of memory for aversively motivated training //Brain Res. 1995. V. 670. № 1. P. 75.
397. *Cooper R., McCallum W.C., Newton P., Papakostopoulos P., Pocock P., Warren W.J.* Cortical potentials associated with the detection of visual events//Science. 1977. Vol. 196. P. 74.
398. *Coquery Jean-Marie* Selective attention as a motor program. //Attention and Performance VII. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. New Jersey, 1978. P.505.
399. *Creutzfeldt O., Ojemann G.A., Lettich E.* Neuronal activity in the human lateral temporal lobe. I. Responses to speech //Exp. Brain Res. 1989 V. 77 P.451.
400. *Creutzfeldt O., Ojemann G.A., Lettich E.* Neuronal activity in the human lateral temporal lobe. II. Responses to the subjects own voice //Exp. Brain Res. 1989 V. 77 P. 476.
401. *Crick F.* Function of thalamic reticular complex: the searchlight hypothesis //Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Neurobiology. 1984. V. 81. P. 4586.
402. *Crick F., Koch C.* Why neuroscience may be able to explain consciousness //Scientific Amer. 1995. V. 273. P. 66.
403. *Cytawa J., Trojnar W.* The state of pleasure and its role in the instrumental conditioning //Ada Nervosa Superior. 1976. V. 18. № 1-2. P. 92.
404. *Damasio A.* Descartes' error: emotion, reason and the human brain. Grosset/ Putnam. 1994. 312p.
405. *Davidson R.J.* Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion // Brain and Cognition. 1992. V. 20. P. 125.
406. *Deecke L., Bashore T., Brunia C.H.M., Grunewald-Zuberbier E., Grunewald G. and Rumyana Kristeva.* Movement-associated potentials and motor control: Report of the EPIC VI Motor Panel //Brain and information: event-related potentials. Ann.N.Y. Acad. Sci.: 1984. V. 425. P. 398.

407. *Dekker A., Connor D.J., Thai L.J.* The role of cholinergic projections from the nucleus basalis in memory // *Neurosci Biobehav Rev.* 1991. V. 15. P. 299.
408. *Dement W.C.* The effect of dream deprivation // *Science.* 1960. V. 131. № 34155. P. 1705.
409. *Desmedt J.E., Bourquet M., Huy N.T., Delacuvellerie M.* The P40 and P100 processing positivities that precede P300 closure in serial somatosensory decision tasks // *Brain and information: event-related potentials. Ann.N.Y. Acad. Sci.* 1984-V. 425. P. 648.
410. *Desmedt J., Tomberg C.* Neurophysiology of preconscious and conscious mechanisms of the human brain // *Abstr. Xth Intern. Congr. of Electromyography and Clin. Neurophysiol. Kyoto, Japan. Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 1995. V. 97. № 4. S4.
411. *Deutsch J., Deutsch D.* Attention: some theoretical considerations // *Psychol.Rev.* 1963. V. 70. P. 80.
412. *Deutsch J.A.* The physiological basis of memory // *Annual review of Psychology.* 1969. V. 20. P. 85.
413. *Dewey J.* The early works, 1882–1898. London: Southern Illinois Univ.Press. 1969.
414. *Dixon N.F.* Preconscious processing. London: Wiley. 1981.
415. *Dixon N.F.* On private events and brain events // *Behav. and Brain Sci.* 1986. V. 9. № 1. P. 29.
416. *Donchin E., Callaway E., Cooper R., Desmedt J.E., Goff W.R., Hillyard S.A., Sutton S.* Publication criteria for studies of evoked potentials (EP) in man: Report of a Committee // *Attention, voluntary contractions and event-related cerebral potentials. Basel: Karger.* 1977. P. 1.
417. *Donchin E., Isreal J.B.* Event-related potentials and psychological theory // *Progress in brain research. Amsterdam: Elsevier.* 1980. V. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 697.
418. *Doty R.W.* Electrical stimulation of the brain in behavioral context // *Ann.Rev.Psychol.* 1969. V. 20. P. 289.
419. *Drucker-Colin R., Merchant-Nancy H.* Evolution of concepts of Mechanisms of Sleep // *Pharmacology of Sleep. Handbook Exper.Pharm.* 1995. V. 116. P. I
420. *Dudai Y., Amari S. I., Bienstock E., Dehaene S., Fuster J., Goddard G. V., Konishi M., Menzel R., Mishkin M., Muller C. M., Rolls E. T., Schweigler H. H., von der Malsburg C.* On neuronal assemblies and memories. Group report // *The Neural and Molecular Bases of Learning. N.Y.: John Wiley&Sons.* 1987. P. 399.
421. *Duncan C.R.* The retroactive effect of ECS on learning // *Journ.Comp.Physiol.Psychol.* 1949. V. 44. P. 32.
422. *Eccles J.C.* An instruction-selection theory of learning in the cerebellar cortex // *Brain Res.* 1977. V. 127. P. 327.

423. *Eccles J.C.* Evolution of consciousness. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 1992. V 89. P. 7320.
424. *Eckhorn R., Bauer R., Jordan W., Brosch M., Kruse W., Munk M., Reitboek H.* Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? //Biol.Cybern. 1988. V. 60. P. 121.
425. *Edelman G.M.* Neural Darwinism: The theory of neuronal group selection. New York, Basic, 1987.
426. *Edelman G.M.* The remembered present. A biological theory of consciousness. N.Y.: Basics Books. 1989. 346 p.
427. *Elbert T., Pantev T., Wienbruch T., Rockstroh., Taub E.* Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players //Science. 1995. V. 270. P. 305.
428. *Engel A.K., Kreiter A.K., Koenig P., Singer W.* Synchronization of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat//Proc.Natl.Acad.Sci.USA. 1991. V. 88. P. 6048.
429. *Evarts E.V.* Relation of cell size to effect of sleep in pyramidal tract neurons //Progr.Brain Res. Sleep mechanisms. 1965. V. 18. P. 81.
430. Event-Related Brain Research, Amsterdam: Elsevier. 1991
431. *Eysenck H.* The measurement of emotion: psychological parameters and methods //Emotions: Their parameters and measure. N.Y.: Raven Press. 1975. P.439.
432. *Frith C.* Consciousness is for other people //Behav.Brain Sci. 1995. V. 18. № 4. P. 682.
433. *Froehlich F.W.* Die Empfindungszeit: Ein Beitrag zur Lehre von der Zeit-Raum und Bewegungsempfindung. Jena. 1929.
434. *Fuster J.M.* The prefrontal cortex, mediator of cross-temporal contingencies //Hum. Neurobiol. 1985. № 4. P. 169.
435. *Galín D.* Lateral specialization and psychiatric issues: speculations on development and the evolution of consciousness //Evolution and Lateralization of the brain. Annals New York Acad. Sci. 1977. V. 299. P. 397.
436. *Gazzaniga M.S., LeDoux J.E.* The integrated mind. 1978. N.Y. – London: Plenum Press. 168 p.
437. *Geissler H.G.* Foundation of quantized processing//Psychophysical explorations of mental structures. Toronto: Hogrefe & Huber Publ. 1990. P. 303.
438. *Gerard R.W.* The material basis of memory //Journ. Verb. Learn., Verb. Behav. 1963. V. 2. P. 22.

439. *Gevins A.* Prefrontal and parietal networks of working memory function imaged with 124-channel EEG & MRI //Abstr. Xth Intern. Congr. of electromyography and din. neurophysiol. Kyoto, Japan. Electroenceph. din. Neurophysiol. 1995. V. 97. N4. P. 50.
440. *Gibbs M.E., Ng K.T.* Psychobiology of memory: towards a model of memory formation//Biobehav. Res. 1977. V. 1.P. 113.
441. *Godefroid J.* Les chemins de la psychologie. Liege-Bruxelles: Pierre Mardaga. 1988.
442. *Goldstein K.* The organism. N.Y. 1933.
443. *Gottlieb G.* Development of species identification in ducklings. IV. Change in species specific perception caused by auditory deprivation // Journ.Comp.Physiol. 1978. V. 92. N2. P. 375.
444. *Gottlieb G.L., Corcos D.M., Jaric S.* Practice improves even the simplest movements//Exp. Brain. Res. 1988. V. 73. P. 436.
445. *Gould J.L.* The biology of learning //Ann.Rev.Psychol. 1986. V. 37. P. 163.
446. *Gray C.M., Singer W.* Stimulus-specific neuronal oscillatons in orientation columns of cat visual cortex //Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 1989. V. 86. P.1698.
447. *Gray J.A.* The contents of consciousness: A neuropsychological conjecture //Behav.Brain Sci. 1995. V. 4. P. 659.
448. *Grechenko T.N.* Active memory: neurophysiological researching // Journ.Rus.East European Psychology. Sept./Oct. 1993. V. 31. P. 55.
449. *Harlow H.F.* The formation of learning sets //Psychol. Rev. 1949. V. 56. P. 1.
450. *Harrison Y., Horn J.A.* Should We be Taking More Sleep? //Sleep. 1995. V. 18. № 10. P. 901.
451. *Hartline H.K., Ratliff F.* Inhibitory interactions in the Retina ofLimulus // Handbook of Sensory Physiology. Berl.: Springer. 1972. v.7/2. P. 381.
452. *Hartmann E.* The functions of sleep. New Haven: Yale Univ.Press. 1973.
453. *Hebb D.O.* The organization of behavior. N.Y.: John Wiley and Son. 1949. P. 547.
454. *Heisenberg M.* Voluntariness (Willkurfahigkeit) and the general organization of behavior //Flexibility and constraint in behavioral systems. England.' John Wiley & Sons Ltd. 1994. P. 147.
455. *Heit G., Smith M.E., Halgren E.* Neural encoding of individual words and faces by the human hippocampus and amygdala//Nature. 1988. V. 333. P.773.
456. *Heller W.* Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion, personality and arousal //Neuropsychology. 1993. V. 7. № 4. P. 476.

457. *Hernandez-Peon R., Scherrer H.* "Habituation" to acoustic stimuli in cochlear nucleus//Fed.Proc. 1955. V. 14. P. 71.
458. *Hesslow G.* Will neuroscience explain consciousness? //Journ. Theoretical Biology. 1994. V.1 71.N1. P. 29.
459. *Hick W.E.* On the rate of gain of information //Quart. Journ. Exp. Psychol. 1952. V. 4. P. 11.
460. *Holender D.* Semantic activation without conscious identification in dichotic listening, parafoveal vision, and visual masking: a survey and appraisal //Behav. and Brain Sci. 1986. V. 9. N1. P. 1.
461. *Hughes J.R.* A review of the auditory system and its evoked potentials // American Journal of EEG Technology. 1985. V. 25. P. 115.
462. *Hull C. L.* Principles of behavior. N.Y.: Appleton-Century-Crofts.1943. Human physiology. V. 1. Springer Verlag. 1983.
463. *Ikemoto S., Panksepp J.* Dissociations between appetitive and consummatory responses by pharmacological manipulations of reward-relevant brain regions //Behav.Neurosci. 1996. V. 110. N2. P. 331.
464. *Innocenti G.M., J.H.Kaas.* The cortex. //Trends Neurosci. 1995 V. 18. № 9 P. 371-372.
465. *Izquierdo I., Netto C.A.* The brain beta-endorphin system and behavior: The modulation of consecutively and simultaneously processed memories //Behavioral and Neural Biology, 1985. V. 44. P. 249.
466. *James W.* What is emotion //Mind. 1884. № 4. P. 1884.
467. *Jasper H.H.* The ten twenty electrode system of the International Federation //Electroencephalog. Clin. Neurophysiol. 1958. V. 10. P. 371.
468. *Jenkins J.G. Dallenbach K.M.* Obliviscence during sleep and waking //Amer. Journ. Psychol. 1924. V. 35. P. 605.
469. *Jessell T.M., Kandel E.R.* Synaptic transmission: a bidirectional and self-modifiable form of cell-cell communication //Cell 72/Neuron 10. Review suppl. 1993. January. P. 1.
470. *Johnston T.D.* Contrasting approaches to a theory of learning //Behav. Brain Sci. 1981. V. 4. № 1.P. 125.
471. *Jouvet M.* Neurophysiology of the states sleep //Physiol.Rev. 1967. V. 47. № 2. P. 117.
472. *Jouvet M.* Neuromediateurs et facteurs hypnogenes //Rev. Neurol.(Paris). 1984. V. 140. P. 389.
473. *Kaas J.H.* The organization of neocortex in mammals: implications for theories of brain function. Ann. Rev. Psychol. 1987V. 38 P. 129.

474. *Kanfer F.H., Goldfoot D.A.* Self-control and tolerance of noxious stimulation //Psychol. Reports. 1966. V. 18. P. 79.
475. *Kanki J., Martin T., Sinnamon H.* Activity of neurons in the anteromedial cortex during rewardings brain stimulation, saccharin consumption and orienting behavior//Ibid. 1983. V. 8. № 1. P. 69.
476. *Kaplan H.I., Sadock B.J., Grebb J.A.* Kaplan and Sadock's synopsis of psychiatry. (Behavioral sciences. Clinical psychiatry. Seventh edition). Baltimore: Williams & Wilkins, 1994. 1257p.
477. *Katz R., Gelbart Y.* Endogenous opiates and behavioral responses to environmental novelty//Behav. Biol.1978. V. 24. № 3. P. 338.
478. *Kavaliers M.* Novelty-induced opioid analgesia in the terrestrial snail //Ibid. 1988. V. 42. № 1. P. 29.
479. *Kavanau J.L.* Memory, Sleep, and Dynamic Stabilization of Neural Circuitry: Evolutionary Perspectives //Neurosci.Behav.Rev.1996. V. 20. № 2. P. 289.
480. *Kendrick K., Baldwin B.* Cells in temporal cortex of conscios sheep can respond preferentially to the sight effaces //Science 1987 V. 236. № 5. p. 448-450.
481. *Kendrick .M., Levy F., Keverne, E.B.* Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep //Science. 1992. V. 256. P. 833.
482. *Kesner R.P., Conner H.S.* Independence of short- and long-term memory: a neural system analysis //Science. 1972. V. 176. P. 432.
483. *Kesner R.P., Conner H.S.* Effect of electrical stimulation of the rat limbic system and midbraine reticular formation, upon short- and long-term memory//Physiol. Behav. 1974. V. 12. P. 5.
484. *Klopfa.H.* The hedonistic neuron. A theory of memory, learning, and intelligence. Washington. Hemisphere publ. Corporation. 1982.
485. *Koffka.* Principles ofgestalt psychology.N.Y. 1935.
486. *Koppenaar R.J., Jagoda E. & Cruce J.A.J.* Recovery from ECS produced RA following a reminder//Psychonom. Sci. 1967. V. 9. P. 293.
487. *Krubitzer L.* The organization of neocortex in mammals: are species ces really so different? //Trends Neurosci. 1995 V. 18 № 9 P. 408.
488. *Kugelberg E., Taverner D.* A comparison between the voluntary and electrical activation of motor units in anterior horn cell diseases (On central synchronisations of motor units) //EEG.Clin. Neurophysiol. 1950. V. 2. P. 125.
489. *Kulli J., Koch C.* Does anesthesia cause loss of consciousness? //Trends in Neuroscience. 1991. V. 14. № 1. P. 6.

490. Kurosawa M., Sato A., Sato Y. Stimulation of nucleus basalis of Meynert increases acetylcholine release in the cerebral cortex in rats //Neurosci Lett. 1989. V. 98. P. 45.
491. Lebedev A.N. Cyclical neural codes of human memory and some quantitative regularities in experimental psychology //Psychophysical explorations of mental structures. Toronto: Hogrefe and Huber Pbl. 1990. P. 303.
492. Lebedev A.N. Imaginary dimensions of subjective spaces //Psychometric Methodology. Proc. 7th European Meeting Psychometr. Society in Trier. Stuttgart, N.Y.: Gustav Fischer Verlag. 1993a. P. 258.
493. Lebedev A.N. Derivation of Stevens's exponent from neurophysiological data//Behav. and Brain Sciences. 1993b. V. 16. N1. P. 152.
494. Lee G., Reed M., Meador K., Smith T., Loring D. Is the amygdala crucial for cross-modal association in humans? //Neuropsychology. 1995. V. 9. № 2. P. 236.
495. Lemoine P., Allain H. Induction of Sleep //Sleep. 1996. V. 19. P. 1.
496. Libet B. Conscious functions and brain processes //Behav. and Brain Sci. 1991. V. 14. №4. P. 685.
497. Libet B., Alberts W.W. Responses of human somatosensory cortex to stimuli for conscious sensation //Science. 1967. V. 158. P. 1597.
498. Link S.W. The wave theory of difference and similarity. Hillsdale: Lawrence Erlbaum ass. Publ.1992. 373 p.
499. Llinas R.R. The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: insights into central nervous system function //Science. 1988. V. 242. P. 1654.
500. Lynch G., Baudry M. The biochemistry of memory: a new and specific hypothesis//Science. 1984.V. 224.P. 1057.
501. Lynn R. Attention, arousal and orientation reaction. N.Y.: Pergamon Press. 1966. 118p.
502. Mactatus C.F., Riccio D.C., Ferek J.M. RA for old (reactivated) memory: some anomalous characteristics //Science. 1979. V. 204. P. 1319.
503. Maltzman I. Orienting reflexes and significance: F reply to O'Gorman. // Psychophysiology. 1979. V. 16. P. 274.
504. Mangan G.L. The biology of human conduct: East-West models of temperament and personality. Oxford: Pergamon. 1982.
505. Mangina C.A. Developmental psychophysiology of learning abilities and disabilities: effective diagnosis and treatment. //Inter. Journ. Psychophysiol. 1989. V. 7. № 2-4. P. 305.
506. Markowitsch H. The amygdala's contribution to memory – a study on two patients with Urbach-Wiethe disease //Neuroreport 1994. V. 5. № 11. P. 1349.

507. *Marshall J.C., Halligan P. W.* Seeing the forest but only half the trees? // *Nature*. 1995. V. 373. № 6514. P. 521.
508. *McGaugh J.L., Gold P. E.* Modulation of memory by electrical stimulation of the brain // *Neural mechanisms in learning and memory*. Cambridge. Mass. 1976. P. 46.
509. *McGinnies E.* Emotionality and perceptual defence // *Psychol. Rev.* 1949. V. 56. P.244.
510. *McGlinchey-Beroth R., Milberg W., Verfaellie M., Alexander M., Kilduff P.* Semantic processing in the neglect field: evidence from a lexical decision task//*Cogn. Neuropsych.* 1993. V. 10. № 1. P. 79.
511. *McLean P. D.* Cerebral evolution of Emotion //*Handbook of emotion*. 1993. P. 67.
512. *Metherate R., Asht J.H.* Nucleus basal stimulation facilitates thalamocortical synaptic transmission in the rat auditory cortex //*Synapse*. 1993. V. 14. P.132.
513. *Milberg W.P., McGlinchey-Berroth R., Grande L.* Comparison of cross-field matching and forced-choice identification in hemispatial neglect // *Neuropsychology*. 1995. V. 9. № 4. P. 427.
514. *Miller G.A.* The magical number seven, plus or minus two: Some limits in our capacity for processing information //*Psychol. Rev.* 1956. V. 63. P. 81.
515. *Miller R.R., Misanin J.R., Levis D.J.* Amnesia as function of events during the learning - ECS interval //*Journ.Corp. Physiol. Psychol.* 1969. V. 67. P. 145.
516. *Milner B .* Frontal lobe contributions to memory processes //*Abstr. XXXII Congr. Intern. Union Physiol.Sci. Glazgov.* 1993. P. 73.
517. *Mishkin M.* What is recognition memory and what neural circuits are involved? //*Abstr. XXXII CongrIntern. Union Physiol.Sci. Glazgov.* 1993. P. 42.
518. *Mishkin M., Horn G., Schacter D.* Cerebral memory systems //*Third IBRO Congress of Neuroscience. Montreal, Canada. 1991. Abstracts.* S19. P. 4.
519. *Moray N.* Attention: selective processes in vision and hearing. Hutchinson educational LTD. N-Y. 1969.
520. *Moruzzi G.* Summary statement//*Progr.Brain Res. Sleep Mechanisms.* 1965. V. 18. P.241.
521. *Moruzzi G., Magoun H.* Brain stem reticular formation and activation of the EEG. //*EEG f. Clin. Neurophysiol.*1949.V. 1. P. 455.
522. *Munk M.H.J., Roelfsema P. R., Konig P., Engtl F.K., Singer W.* Role of reticular activation in the modulation of intracortical synchronization / /*Science*, 1996. V. 272. P. 271.
523. *Munson R., Ruchkin D.S., Ritter W., Sutton S., Squires N.* The relation of P3b to prior events and future behavior //*Biological Psychology*. 1984. V. 19. № 1.P. 1.

524. *Murthy V. N., Fetz E.E.* Coherent 25-35 Gz oscillations in the sensorimotor cortex of the awake behaving monkeys //Proc. natn. Acad.Sci.U.S.A. 1992. V.89. P.5670.
525. *Naatanen R., Michie P. T.* Different variants of endogenous negative brain potentials in performance situation: a review and classification //Human evoked potentials. N.Y.: Plenum publ.Corp., 1979. P. 252.
526. *Naatanen R., Paavilainen P., Tiitinen H., Jiang D. and Alho K.* Attention and mismatch negativity//Psychophysiology. 1993. V. 30. P. 436.
527. *Norman D.A.* Memory and Attention. An introduction to human information processing., N.Y., ets: John Wiley & Sons, Inc. 1969.
528. *Nunez A., Amzica F., Steriade M.* Voltage-dependent fast (20-40 Hz) oscillations in long-axoned neocortical neurons //Neuroscience. 1992. V.51.№1.P.7.
529. *O'Keefe J.A* review of the hippocampal place cells //Progr/ Neurobiol.1979. V. 13 № 4. P. 419.
530. *Oomura Y., Yoshimatsu H., Aou S.* Medial preoptic and hypothalamic neuronal activity auring sexual behavior of the small monkey //Brain Research 1983V. 266 P. 340-341.
531. *Orebeke J.* Personality dimensions and arousal. Book review //Psychophysiology. 1988. V. 25. № 6. P. 718.
532. *Parent M.* Spared retention of inhibitory avoudance learning after posttraining amygdala lesions //Behav. Neurosci. 1995. V. 109. № 4. P. 803.
533. *Pavlides C., Winson J.* Influences of Hippocampal Place Cell Firing in Awake State on the Activity of These Cells During Subsequent Sleep Episodes //Journ.Neurosci., 1989. V. 9. № 8. P. 2907.
534. *Pavlygina R.A.* The dominant and the conditioned reflex //Soviet. Scient. Reviews. Section F. V. 5. Part 1. Harward Acad. Rubl. 1991. P. 37.
535. *Pavlygina R.A.* Reinforcement as discontinuation of a motivational dominant //Systems Research in Physiology. V. 4. Amsterdam: Gordon and Breach.
536. *Pavlygina R., Trush V., Mikhailova N., Simonov P.* Self-stimulation by direct current as a model for studing mechanisms of motivated behavior //Acta NeurobioI.Exp. 1976. V. 36. № 6. P. 725.
537. *Perrett D.I., Rolls E.T., Caan W.* Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex //Exptl. Brain Res. 1982. V. 47. P. 329.
538. *Perrett D.I., Oram M.W., Lorincz E., Emery N.E., Baker C.* Monitoring social signals arising from the face: studies of brain cells and behaviour / /8th world congress of IOP. Tampere. 1996. P. 201.
539. *Picton T.W., Campbell K.B., Baribeau-Braun J., Proulx G.B.* The neurophysiology of human attention: a tutorial review. //Attention and performance VII. Lawrence eribaum associates, Publishers: Hillsdale, New Jersey, 1978. P. 429.

540. *Picton T.W., Stuss D.T.* The component structure of the human event-related potentials //Progress in Brain research. Amsterdam: Elsevier. 1980. V. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 17.
541. *Pieron H.* La sensation. Paris: Presse univ. France. 1960.
542. *Pinault D., Deschenes M.* Voltage-dependent 40-Hz oscillations in rat reticular thalamic neurons in vivo //Neuroscience. 1992. V. 51. № 2. P. 245.
543. *Popper K.R., Eccles J.C.* The self and its brain. Berlin: Springer. 1977. P. 598.
544. *Posner M.I., Rothbart M.K.* Constructing neuronal theories of mind // High Level Neuronal Theories of the Brain. Cambridge, Mass.: MIT Press. 1994. P. 183.
545. *Povinelli D., Preuss T.* Theory of mind: evolutionary history of a cognitive specialization //Trends Neurosci. 1995 V. 18. № 9. P. 418.
546. *Pritchard W.S.* Psychophysiology of P300 //Psychol. Bull. 1981. V. 89. P. 506.
547. *Psychophysiological Brain Research.* Tilburg: Tilburg University Press. 1990. V. 1. V. 2.
548. *Rakic P.* A small step for the cell, a giant leap for mankind: a hypothesis of neocortical expansion during evolution //Trends Neurosci. 1995 V. 18. № 9 383.
549. *Ranck J. B.* Behavioral correlates and firing repertoires of neurons in the dorsal hippocampal formation and septum of unrestrained rats // Hippocampus. 1975. V. 2. P. 207.
550. *Rauschecker J.P.* Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex//TINS. 1995. V. 18. P. 36.
551. *Reed E.S.* Neural regulation of adaptive behavior //Ecological Psychology. 1993. V. 1. P. 97.
552. *Reed E.S.* Encountering the world: towards an ecological psychology. Oxford Univ. Press, 1995
553. *Remington R. J.* Analysis of sequential effects in choice reaction times // Journ.Experim.Psychol. 1969. V. 82. P. 250.
554. *Ribary U., Llinas R., Lado F., Mogilner A., Lopez L.* Coherent 40-Hz responses during auditory processing in the human brain. //Soc. Neurosci. Adstr.1991.V-17. P. 1582.
555. *Rime B.* Les theories des emotions //Cah.psychol.cognitive. 1984. V. 4. № 1. P. 5.
556. *Ritter W., Ford J.M., Gaillard A.W.K., Harter M.R., Kutas M., Naatanen R., Polich J., Renault B. and Rohrbaugh J.* Relation of negative potentials and cognitive processes //Brain and information: event-related potentials. Ann.N.Y. Acad. Sci.: 1984. V. 425. P. 24.
557. *Rockstroh B., Elbert T., Birbaumer N., Lutzenberger W.* Slow brain potentials and behavior. Bait..Munich: Urban and Schwarzenberg. 1982.

558. *Roelfsema P. R., Engel A.K., Konig P., Singer W.* Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas // *Nature*. 1997. V. 385. P. 157.
559. *Rohrbaugh J.W., Parasuraman R., Johnson R., Jr.* Event-related brain potentials: Basic issues and applications // New York: Oxford University Press, 1990.
560. *Rolls E. T.* Information representation, processing and storage in the brain: analysis at the single neuron level // *The neuronal and molecular bases of learning*. N.Y.: John Wiley & Sons. 1987. P. 503.
561. *Saad W.* Effect of nicotinic stimulation of the amygdaloid complex on water and sodium chloride intake // *Rev. cienc. biomed.* 1995. V. 15. P. 41.
562. *Salmelin R., Hari R., Lounasmaa O.V., Sams M.* Dynamics of brain activation during picture naming // *Nature*. 1994. V. 368. N 6470. P. 463.
563. *Sato A., Sato Y.* Regulation of regional cerebral blood flow by cholinergic fibers originating in the basal forebrain // *Neurosci Res.* 1992. V. 14. P. 242.
564. *Schacter D.L., Tulving E.* What are the memory systems of 1994? // *Memory systems 1994*. London: A Bradford Book. 1994. P. 2.
565. *Schwartz J.H., Castellucci V. F., Kandel E.R.* Function of identified neurones and synapses in abdominal ganglion of *Aplysia* in absence of protein synthesis // *Journ. Neurophysiol.* 1971. V. 34. P. 939.
566. *Semin G.R.* On the relationships between representation of theories in psychology and ordinary language // *Current Issues in European Social Psychol.* Cambridge. 1987. P. 114.
567. *Sharpless S., Jasper H.* Habituation of the arousal reaction // *Brain*. 1956. V. 79. P. 655.
568. *Shvyrkov V. B.* Behavioral specialization of neurons and system-selection hypothesis of learning // *Human memory and cognitive capabilities*. Amsterdam: Elsevier. 1986. P. 599.
569. *Siegfried B., Netto C.A., & Izquierdo, I.* Exposure to novelty induces naltrexone-reversible analgesia in rats // *Behavioral Neuroscience*, 1987. V. 101. P. 436-438.
570. *Simonov P.* Parameters of action and measuring emotions // *Emotions: Their Parameters and Measurement*. New York: Raven Press. 1975. 421 p.
571. *Simonov P.* The need-informational theory of emotions // *Intern. Journ. Psychophysiol.* 1984. V. 1. № 3. P. 277.
572. *Simonov P.* The Emotional Brain. New York-London: Plenum Press. 1986. P. 267.
573. *Smith S.M., Brown H., Toman Y., Goodman J.S.* Lack of cerebral effects of D-tubocurarine // *Anesthesiology*. 1947. V. 8. P. 1.
574. *Snyder P., Scott J.* The psychophysiology of sleep. *Handbook of Psycho-physiology*. N.Y.; Holt. 1972.

575. *Sokolov E.N.* Foreword //of R. Naatanen. Attention and brain function. XI–XV. Lawrence Erlbaum Associates, Inc., Publishers. Hillsdale, New Jersey. 1992. 494 p.
576. *Sokolov E.N.* Vector coding in neuronal nets: color vision //Brain and self organisation. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Ass.Publ. 1994. P. 463.
577. *Sperry R.W.* Perception in the absence of the neocortical commissures // Perception and its disorders. Baltimore: William & Wilkins. 1970. P.123.
578. *Spinsky D.N.* OCCAM: A computer model for a content addressible memory in the central nervous system //The biology of memory. N.Y. – London. Acad. Press. 1970. P. 293.
579. *Spinsky D.N.* Neural correlates of visual experience in single units of cats visual and somatosensory cortex //Frontiers in visual science. N.Y. Springer. 1978. P.674.
580. *Squire L.R.* The biology of memory. Verlag. 1990.
581. *Squire L.R.* Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory //Memory systems 1994. London: A Bradford Book.1994. P.203.
582. *Squires N.K., Halgren E., Wilkins Ch., Crandall P.* Human endogenous limbic potentials: cross-modality and depth/surface comparisons in epileptic subjects //Tutorials in event-potentials research: endogenous components. Amsterdam: North-Holland Publ. Company, 1983. P. 217.
583. *Steriade M.* Arousal: revisiting the reticular activating system //Science. 1996. V. 272. P. 225.
584. *Steriade M., Datta S., Pare D., Oakson G., Dossi R.C.* Neuronal activities in brainstem cholinergic nuclei related to tonic activation processes in thalamocortical systems // Journ.Neurosci. 1990. V. 10. P. 2541.
585. *Steriade M., Dossi R.C., Pare D., Oakson G.* Fast oscillations (20–40 Hz) in thalamocortical systems and their potentiation by mesopontine cholinergic nuclei in the cat //Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 1991. V. 88. P. 4396.
586. *Steriade M., Dossi R.C., Contreras D.* Electrophysiological properties of intralaminar thalamocortical cells discharging rhythmic (40 Hz) spike-bursts at 1000 Hz during waking and rapid eye movement sleep // Neuroscience. 1993. V. 56. № 1. P. 1.
587. *Sternberg R.* Implicit theories of intelligence //Journ.Personal, and Social Psychol.1985.V-49. P. 607.
588. *Sternberg S.* Memory scanning: memory processes revealed by reaction time experiments //American scientist. 1969. V. 57. № 4. P. 421.
589. *Stoerig P., Brandt S.* The visual system and levels of perception: properties of neuromental organization //Theoretical Medicine. 1993. V. 14. № 2. P. 117.
590. *Strelau J.* Temperament-personality-activity. London: Acad.Press. 1983.

591. *Strelau J., Angleitner A., Bantelmann J., Ruch W.* The Temperament Inventory-Revised (STI-R): Theoretical considerations and scale development //Europ.Journ.Personality. 1990. V. 4. P. 209.
592. *Sutton S., Ruchkin D.S.* The late positive complex: Advances and new problems //Brain and information: event-related potentials. Ann.N.Y. Acad. Sci.: 1984. V. 425. P.I.
593. *Swanson L.W.* Comparison of the human and rat central nervous system. Major divisions and cortical areas. Trends Neurosci. 1995 . V. 18
594. *Swets Y., Tanner W., Birdsall T.* Decision process in perception //Psychol.Rew. 1961. V. 68. P. 15.
595. *Szymusiak R.* Magnocellular nuclei of the dorsal forebrain: substrates of sleep and arousal regulation //Sleep. 1995. V. 18. № 6. P. 478.
596. *Szymusiak R., McGinty D.* Sleep-waking discharges of basal forebrain projection neurons in cat //Brain Res Bull. 1989. V. 22. P. 423.
597. *Tanaka K.* Neuronal mechanisms of object recognition //Science. 1993. V. 262. P.685.
598. *Tanner W., Swets J.* A decision making theory of visual detection //Psychol. Rev.1954-V.61. P. 401.
599. *Tauc L., Gerschenfeldt H.M.* Cholinergic transmission mechanisms for both excitation and inhibition in molluscan nervous system //Nature. London. 1961. V.192. P.366.
600. *Teghtsoonian R.* On the exponents in Stevens's law and the constant in Ekman's law //Psychological review. 1971. V. 78. P. 71.
601. *Thompson R. F.* The search for the engram //Amer. Psychologist. 1976. V. 31. № 3. P.209.
602. *Thorpe S., Fize D., Marlot C.* Speed of processing in the human visual system//Nature. 1996. V. 381. P. 520.
603. *Tolman E.C.* Purposive behavior in animals and men. N.Y., 1932.
604. *Treisman A.M.* Verbal cues, language and meaning in selective attention // Amer.Journ.Psychol. 1964. V. 77. P. 206.
605. *Trojniar W., Cytawa J.* Transfer from extero-to interoceptive reinforcement in the course of instrumental conditioning in rats //Acta Neurobiol. Exp. 1976. V. 36. N4. P. 455.
606. *Tulving E., Markowitsch H.J.* What do animal models of memory model? //Behav. Brain. Sci. 1994. V. 17. P. 498.
607. *Uexkull J.* A stroll through the worlds of animals and men. //Instinctive behavior. New York. Int. Univ. Press, 1957, P. 5.

608. *Underwood G. & Moray N.* Shadowing and monitoring for selective attention //Quarterly Journal of Experimental Psychology. 1971. V. 23. P. 284.
609. *Vaughan H.G.* The relationship of brain activity to scalp recordings of event-related potentials //Averaged evoked potentials: Methods, results and evaluation. Wach. D.C., NASA SP-191: 1969. P. 45.
610. *Velmans M.* Is human information processing conscious? //Behav. and Brain Sci. V. 14. № 4. P. 651.
611. *Verbaten M.N., Roelofs J.W., Sjouw W. & Slangen J.L.* Different effects of uncertainty and complexity on single trial visual ERPs and the SCR-OR in non-signal conditions //Psychophysiology, 1986. V. 23. P. 254.
612. *Wall J.T.* Variable organization in cortical maps of the as an indication of the lifelong adaptive capacities of circuits in the mammalian brain // TINS. 1988. V. II. P. 549.
613. *Watson J.B.* Psychology as the behaviorist views it. Psychol. Rev. 1913 V. 20. P. 158.
614. *Weisberg R.W.* Memory, thought and behavior. N.Y., Oxford: Oxford Univ. Press. 1980. 458 p.
615. *Whalen P. J., Kapp B.S., Pascoe J.P.* Neuronal activity within the nucleus basalis and conditioned neocortical electroencephalographic activation // Journ. Neurosci. 1994.V. 14. P. 1623.
616. *Wilburn M.W., Kesner R.P.* Differential amnesia effects produced by electrical stimulation of the caudate nuclear and non-specific thalamic systems // Expl.Neurol. 1972. V. 34. P. 45.
617. *Wilson F.A.W., Rolls E.T.* Neuronal responses related to reinforcement in the primate basal forebrain //Brain Res. 1990. V. 509. P. 213.
618. *Wilson M.A., McNaughton B.L.* Dynamics of hippocampal ensemble code for space //Science. 1993. V. 261. P. 1055.
619. *Wilson M.A., McNaughton B.L.* Reactivation of Hippocampal Ensemble Memories During Sleep //Science. 1994. V. 265. 29 July.
620. *Wood Ch., McCarthy G. et al.* Anatomical and physiological substrates of event related potentials. Two cases studies //// Brain and information: event-related potentials. Ann. N.Y. Acad. Sci.: 1984. V. 425. P. 681.
621. *Yagi A.* Saccadic size and lambda complex in man //Physiological Psychology. 1979. V. 7. P. 370.
622. *Zipf G.K.* The psycho-biology of language. Boston: 1935.
623. *Zornetzer S.F., Walker D.V., Hunter B.E., Abraham W.C.* Neuro-physiological changes produced by alcohol //Alcohol and Health Monograph. Washington: US Govern. Print. Off., 1982. № 2. P. 95.

